



L'écologie quantifiée Essai de description de l'environnement continental à l'aide des microvertébrés

Quantified Ecology Draft description of the continental environment using microvertebrates

Marcel Jeannet

Résumé

Face à l'insuffisance des données isotopiques ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) sur le domaine continental, la méthode de l'écologie quantifiée tente de combler cette lacune à l'aide des microvertébrés. Les données de base sont présentées en annexe pour 145 espèces eurasiatiques et 450 stations météorologiques du même espace, offrant chacune 15 paramètres climatiques trentenaires. La technique de traitement des données est présentée sous forme d'un mode opératoire facilitant son emploi pour l'élaboration des graphiques. Des exemples de résultats sont donnés pour chacun des paramètres d'un même site. Les exemples suivants concernent strictement l'évolution de la moyenne des températures annuelles dans quatre gisements couvrant la fin du Pléistocène moyen et presque entièrement le Pléistocène supérieur. La courbe est comparée à des sites contemporains traités par d'autres méthodes. Un dernier diagramme retrace la synthèse du cheminement de la courbe et la compare à la courbe $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ de Martinson (Martinson *et al.* 1987) portant sur les bryozoaires des fonds marins des cinq océans. Enfin, différents traitements sont proposés par transposition des formules des climatologues et concernent la continentalité, la pluviométrie, l'aridité et le confort mais elles ne sont pas développées.

Mots-clés

Microvertébrés,
Lot, méthodologie,
paléoclimatologie,
paléoécologie, quantification,
environnement, Pléistocène
moyen, Pléistocène supérieur

Abstract

Due to the lack of isotopic data $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ on the continental area, the "quantified ecology" method attempts to fill in this gap using data provided by microvertebrates. The basic data are provided as an Appendix for 145 Eurasian species and 450 weather stations of the same space, each showing 15 climatic parameters over thirty years. The data processing technique is presented as an operating procedure that makes it very easy to use for graph design. Examples of results are given for each parameter of the same site. The following examples are exclusively related to the change in average annual temperatures in four deposit field extending from the late Middle Pleistocene to nearly all the Upper Pleistocene. The curve is compared with others contemporaneous sites that were processed using different methods. A last chart shows a synthesis of the curve progress and compares it with the referential Martinson ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) curve (Martinson *et al.* 1987) pertaining to animalcules from sea beds in all five oceans. Lastly, different treatments are suggested for use by climatologists formula transposition and relate to continentality, pluviometry, aridity and comfort but are not further developed.

Keywords

Microvertebrates, Lot, Methodology,
Paleoclimatology, Paleocology,
environmental quantification, Middle
Pleistocene, Upper Pleistocene

Abridged version

The lack of details on the climatic and environmental conditions in quaternary sites despite an ecological potential in each animal seems paradoxical. The best thermic data are provided by an $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ isotopic method, which is actually the benchmark method. It affects the animalcules from sea bed layers (Martinson *et al.* 1987) and stratified polar ices (Shackleton & Opdyke 1973).

Such process is not adapted to continental deposits but all researchers in their specialties attempt to adjust their results to this benchmark (palynological, faunistic or sedimentological). If the profile is similar, the values remain indefinite.

The best approach is certainly the association of palynological and entomological (Carabids) data on the peat-bog in la Grande Pile (Vosges, France; Ponel *et al.* 1992), since the life of these invertebrates is very short and strictly limited by warm temperatures ranging from 7 to 40° C. Samplings can be performed in an undisturbed field. The combination of numerous species the geographic and climatic distributions of which are known help determine the temperatures in a highly accurate manner. The values are close to reality. Yet, for preservation purposes, this method may not be transposed to prehistoric sites.

As we were unaware of these works when we began our own research work, it is by chance that we adopted the same process with land microvertebrates. This method has the advantage to be transposable to prehistoric or palaeontological sites. The drawback is the relative instability of deposits, and for the homœothermic species, a definite broad range of adaptation to climatic changes.

To minimize these problems, we have enlarged the range of microvertebrates groups to Reptiles, Batrachians and Bats in addition to micromammals. For each one of the 150 Eurasian and North tropical recorded species (Appendix 1*), we have defined the climatic and ecological potentialities (Appendix 3, 3a, 3b) stemming from randomly collected geographic and

climatic data provided by the remote climatic stations over thirty years. Such data form a corpus of 450 climatic stations (Appendix 2) showing fifteen climatic parameters (Appendix 2 and 3).

For each species, the climatic data provided by remote stations and averages thereof, are associated to that of other species of the same level. The values obtained for each parameter have been inserted in the chart. If we join up all the successive points, we obtain a curve that conveys the evolution of each parameter within the stratigraphy.

For instance, applying such method affects four sites spaced out in time from 13 to 225 ka BP: Les Peyrugues, Orniac; Les Fieux, Miers; Coudoulous I and II, Tour de Faure, all in the Lot department, France. Close links are established with the Palynology, the Magnetic susceptibility (to Coudoulous II) and especially with Martinson's isotopic curve (Martinson *et al.* 1987).

We have also noted a tight record with the temperature observed by P. Ponel (Ponel *et al.* 1992) on OIS 5e where he finds 11.2° C for carabids to 10.8° C for microvertebrates.

The “quantified ecology” method helps again describe the landscape and its evolution in addition to climatic data (Vegetation and ground Hygrometry). In transcribing several formulas used by climatologists, we eventually can establish a continentality index, an aridity index, a precipitation index or a comfort index. However, their use is more limited than others since their own links with local orography (“station effects”) do not allow comparisons with other sites.

Although they could still be improved, these first results obtained from various other sites (*La Chenelaz*, Jeannet & Cartonnet 2000; *Fréchet*, Jeannet 2001; *Solutré*, Jeannet 2002; *l'Igue des Rameaux*, Jeannet 2005; *la Grotte de la Chauve-Souris*, Jeannet and Vital 2009, and some ten pending late glacial Alpine Foreland sites), are very satisfying.

*Appendix available online - url : <http://pm.revues.org/index492.html#annexes>

Alors que nous disposons d'informations planétaires précises sur les paléotempératures des fonds marins et des calottes glaciaires par le biais des isotopes d'oxygènes (Shackleton et Opdyke 1973, Martinson *et al.* 1987), les dépôts continentaux et en particulier ceux des sites préhistoriques, doivent se contenter de qualificatifs tels que « chaud, tempéré, froid, continental etc. ». De même, l'Environnement est-il partagé en espaces « découverts, steppiques, steppiques boisés ou forestiers », vocables évocateurs mais trop imprécis pour autoriser des comparaisons d'un niveau à l'autre et qui plus est d'un site à l'autre.

Quelques auteurs ont tenté de résoudre le problème dans diverses disciplines. Z. Hokr (Hokr 1951) fait figure de précurseur dans la recherche des températures à l'aide des mammifères. Il associe grande et petite faunes dont l'origine au sein des dépôts diffère largement, autant que leurs capacités d'adaptation aux variations climatiques. F. Fabre (Fabre 1964) reprend le même processus ainsi que C. Griggo (Griggo 1996). J. J. Puisségur (Puisségur 1976) à l'aide des mollusques, met au point une méthode dichotomique prenant en considération d'une part les espèces et d'autre part le pourcentage d'individus de chacune d'elles. Malheureusement, au-delà de l'Holocène, la distribution des gastéropodes devient beaucoup trop sporadique pour permettre une analyse. J. Chaline (Chaline 1977) tente d'adapter cette méthode aux rongeurs en la simplifiant par la suppression d'une analyse séparée des espèces, en regroupant les paramètres écologiques pour un même taxon. L'utilisation de pourcentages portant sur le N.M.I. (nombre minimal d'individus) rend l'analyse caduque par le fait qu'une espèce dix fois plus abondante ne se traduit pas, dans le paysage par un type de végétation dix fois plus étendu. L'abondance d'une espèce dépend également de sa prolificité (« stratégie K ou B ») et de son mode de vie plus ou moins abrité. J. C. Marquet (Marquet 1993) adhère à ce processus. M. Hernandez Fernandez (Hernandez Fernandez 2006) utilise également le pourcentage du N.M.I. pour l'élaboration de ses courbes climatiques. Arl. Leroi-Gourhan (Leroi-Gourhan 1968) détermine une série de biozones à l'aide des analyses polliniques, sur les phases de réchauffement de la dernière période glaciaire. Mais les déterminations des pollens se limitant au genre, seuls les cortèges et leurs pourcentages offrent la vision des variations climatiques, sans indication de températures. Il faut l'apport des insectes carabidés pour obtenir des données thermiques quantifiées (Ponel *et al.* 1992). Malheureusement, le processus ne peut opérer que sur les milieux tourbeux favorables à la conservation des deux éléments conjoints : pollens et insectes chitineux. D'autre part, ce milieu échappe à l'habitat humain.

C'est par pur hasard que nous avons découvert que notre méthode rejoignait celle de P. Ponel utilisant la répartition géographique des espèces pour en extraire les données climatiques.

MÉTHODE

Principe

Chaque espèce occupe un domaine géographique plus ou moins étendu affecté de conditions climatiques communes à bien d'autres. Dans cet espace elle n'occupe qu'un territoire restreint strictement délimité par ses exigences vitales de reproduction, d'alimentation et de protection : son biotope.

Le principe consiste à reconstituer la mosaïque des biotopes de tous les taxons séjournant dans cet espace géographique afin de mettre en évidence les caractères dominants du milieu (écosystème) à un moment donné.

Dans un gisement, la notion d'*Espace* (plan : alentours du site) est doublée de celle de *Temps* (vertical : celui du dépôt des sédiments, de l'épaisseur du décapage ou du volume de l'échantillon).

La part de chaque élément de l'écosystème ne peut être déterminée que grâce à une évaluation chiffrée, seule manière d'établir des comparaisons avec d'autres sites ou d'autres procédés. Dans ce processus, la notion d'espèce devient prépondérante et celle du nombre d'individus obsolète.

La méthode préconisée ici s'écarte des précédentes (hormis celle de P. Ponel) par l'abandon du nombre minimal d'individus comme base de calcul au profit de l'élargissement aux espèces d'autres groupes. Ce n'est pas sans inconvénient puisqu'un individu a désormais le poids statistique de toute une tribu. Mais ce n'est pas tant l'individu isolé qui importe, que le potentiel écologique qu'il incarne. Et ce fait est aussi vrai pour un individu unique que pour une cohorte. La biodiversité ne réside pas dans la densité d'une population mais dans l'étendue de l'éventail du spectre de peuplement.

Une autre critique porte sur l'utilisation de la moyenne et de l'accroissement d'une éventuelle erreur lors de sa réutilisation.

On constatera qu'il n'est pas possible de travailler sur un autre paramètre et l'on pourra lire avantageusement ce qu'en pensent les climatologues. La moyenne de base que nous utilisons émane de relevés portant le plus souvent sur 30 années (principale différence entre la climatologie et la météorologie). Ces données concernent de 9 à 34 stations par espèce, suivant l'étendue de son domaine et se multiplient par autant de taxons reconnus dans chaque couche, ce qui réduit considérablement le taux d'erreur pour le niveau concerné.

Divers domaines sont concernés par cette étude et il nous semble utile de définir leur intérêt autant que leurs limites.

CADRE PALÉONTOLOGIQUE

La microfaune utilisée appartient aux microvestiges non cotés en cours de fouille et récupérés lors du tri suivant le tamisage des sédiments. La taille des animaux s'étale du plus petit mammifère (Musaraigne étrusque) à la mésofaune (Lagomorphes) pour ses petits os (voir Annexe 1, 3a ou 3b¹).

Les petits carnivores sont signalés mais n'entrent pas dans les analyses climatiques car leur présence dépend plus de l'abondance de proies que des conditions écologiques. On se limite donc aux micromammifères, reptiles et batraciens ; les oiseaux et les poissons évoluant dans des milieux particuliers ou étant sujets à des migrations saisonnières, sont difficilement quantifiables et sans rapport direct avec le milieu continental.

Les mollusques sont d'excellents indicateurs climatiques et écologiques mais leur fragilité limite leur emploi aux époques récentes et pour un espace très restreint. Cette fragilité entraîne également une certaine inconstance dans la stratigraphie en plus d'une difficulté permanente de détermination.

Les espèces utilisées pour l'analyse sont celles dont on connaît les descendants actuels pour en utiliser les données géographiques et climatiques. Ce transfert de données de l'actuel au fossile peut surprendre. Pourtant, deux études biométriques portant sur *Microtus brecciensis* (Jeannet 2000) et *Arvicola terrestris* (Jeannet & Cartonnet 2000) nous ont montré les rapports entre les divers éléments des molaires variant localement avec l'environnement. Ils conservent globalement d'étroites corrélations avec le biotope de *Microtus cabreræ* pour le premier et, pour le second, qu'il était assimilable par son biotope, à la sous-espèce *A. t. scherman* décrit par Heim de Balsac et Guislain (Heim de Balsac & Guislain 1955).

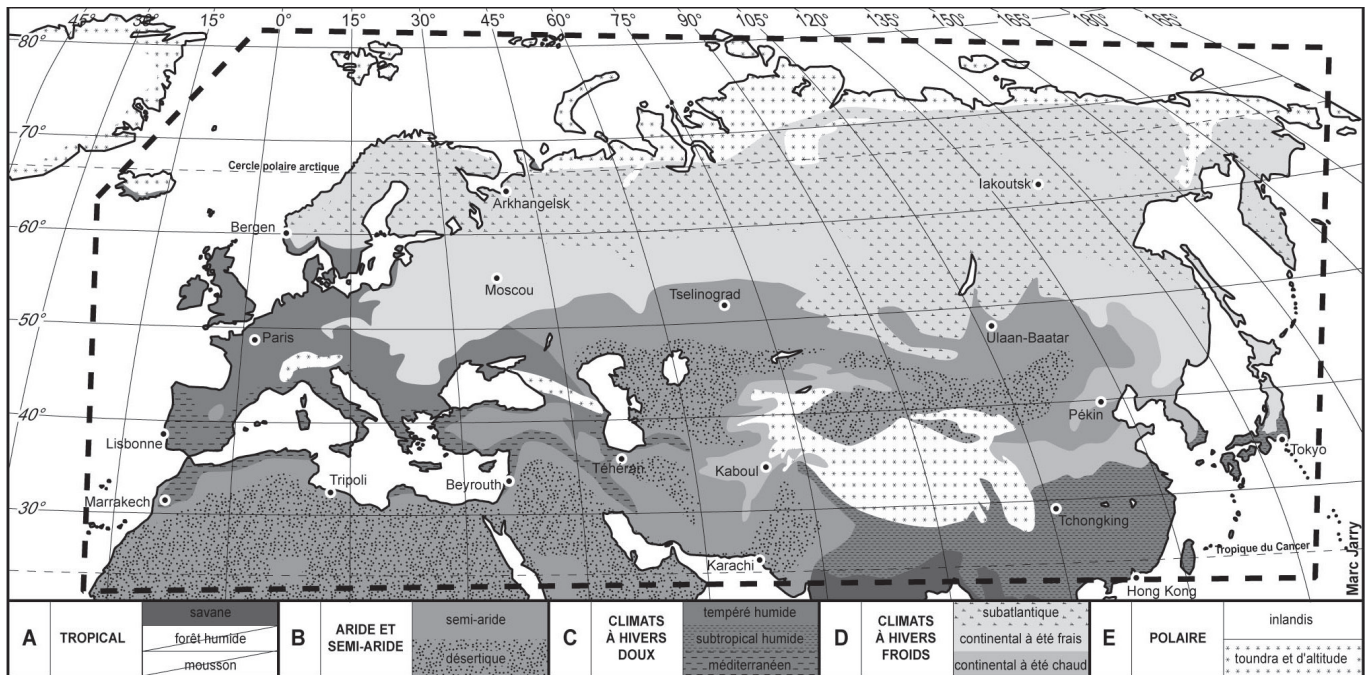
Ces relations nécessitent une connaissance du statut de chacune des espèces concernées que nous résumons en annexe 4.

CADRE GÉOGRAPHIQUE (fig. 1 et Annexe 1)

Le cadre géographique est défini par l'ensemble des domaines de répartition des espèces actuelles retrouvées dans les gisements. Il couvre la région holarctique de l'Eurasie et de l'Afrique nord-tropicale (de 20 à 80° de latitude N.). Les espèces strictement africaines ne sont pas prises en compte (les mériones par exemple).

L'Europe occidentale, limitée à l'ouest par l'océan Atlantique et au sud par la mer Méditerranée est un cul-de-sac migratoire pour les petites espèces boréales et continentales terrestres.

¹ Annexes disponibles en ligne - url : <http://pm.revues.org/index492.html#annexes>



1. Carte climatique de l'Eurasie (selon Köppen 1936) Les tirets délimitent l'espace couvert par les espèces et les stations météorologiques de référence (D.A.O. : Marc Jarry) /

1. Eurasian climatic map (from Köppen 1936)

Dotted line delineates the space covered by referential species and weather stations

Cette situation est cruciale dans la justification des contacts et mélanges de faunes. On assiste fréquemment à un amoncellement de taxons plutôt qu'à un renouvellement au cours des changements climatiques en raison des capacités adaptatives des espèces homéothermes. Ces conditions géographiques peuvent expliquer d'autres phénomènes comme les « associations paradoxales » ou le franchissement de phases climatiques critiques pour certaines espèces telles que *Plomys lenki* et *Allocrietus bursæ* retrouvées sporadiquement dans le Würm.

CADRE CLIMATIQUE (fig. 1)

L'espace géographique permet de constituer un corpus de 450 stations météorologiques (Annexe 2) sélectionnées surtout pour l'homogénéité de leurs informations. Les relevés enregistrés portent sur 30 années en général (parfois 40 et rarement 10). Elles émanent des ouvrages de R. Arléry (Arléry 1979), H. E. Landsberg (Landsberg 1969-1981), J. Kessler et A. Chambraud (Kessler & Chambraud 1986), J. N. Darde (Darde 1994) et permettent de quantifier les données climatiques de chaque taxon (Annexe 3). Ces valeurs sont obtenues par adjonction des données fournies par les stations périphériques du domaine géographique de l'espèce (Annexe 1). Autant que possible, un nombre égal de stations est retenu pour chaque azimut afin d'éviter qu'un élément climatique prédomine arbitrairement dans le calcul de la moyenne.

En dépit du travail minutieux des météorologues, quelques caractères nuisent à la précision des données qui nous intéressent :

1/ Les stations météorologiques sont implantées dans les ports, les aéroports, les centres urbains pour assurer la sécurité des transports et plus récemment pour la prévention des catastrophes agricoles. Ces lieux n'ont qu'un lointain rapport avec les sites préhistoriques ;

2/ Les données sont enregistrées par des appareils sophistiqués enfermés dans une armoire peinte en blanc, juchée à 1,50 m au-dessus d'un sol gazonné, afin d'homogénéiser les relevés et les rendre comparables en tout lieu du Globe.

Quelques météorologues curieux ont constaté que les températures relevées au même endroit, en été, par temps clair, à 3 cm au-dessus du gazon étaient de 5°C supérieures aux températures « officielles » (Arléry *et al.* 1973 p. 15).

Si l'on en croit les quelques lignes qui suivent, extraites du même ouvrage (p. 60), les processus appliqués, aussi précis soient-ils, sont loin de la perfection.

À propos des relevés :

« La notion de précision ne se présente pas en climatologie au même titre que pour les sciences physiques de laboratoire du fait que le milieu soumis aux mesures n'est pas homogène et qu'il est le siège de variations incessantes, d'une certaine amplitude, notamment au voisinage du sol. Ses propriétés étudiées au moyen d'instruments sensibles et dépourvus d'inertie apparaissent très fluctuantes par suite des phénomènes de turbulence. La précision à rechercher est fonction des échelles d'espace et de temps choisies pour étudier ces phénomènes... »

Pour les besoins de la climatologie régionale et locale, une très grande précision n'apporterait aucune information supplémentaire utilisable. »

...et pour la statistique :

« Si l'on adopte comme résultat la moyenne arithmétique de n mesures successives, l'erreur qui était à craindre sur une mesure individuelle se trouve divisée par \sqrt{n} ... » et donc d'autant plus réduite ; d'où la nécessité d'accroître le nombre d'espèces par niveaux et non pas le nombre de leurs représentants puisque leur nombre tend à augmenter le risque d'erreur tandis que le nombre d'espèces tend à le réduire.

Ces remarques émises par les anciens directeurs de la Division de Climatologie de la Météorologie Nationale de 1957 à 1970 et pour le troisième, chef du Service d'Études et de la Statistique Climatique de la ville de Paris, de 1937 à 1968 sont surprenantes mais peu contestables venant de tels spécialistes. Elles donnent plus de crédibilité à nos propres résultats obtenus sans formules sophistiquées.

Dans cette situation géographique des stations et de calcul (Annexe 3), on ne peut évaluer les conditions climatiques d'un point précis (le gisement), mais plus largement de l'espace qui l'entoure, assimilable au territoire de chasse des petits prédateurs (rapaces et petits mustélidés) et des déplacements locaux de l'Homme préhistorique.

À titre d'exemple nous présentons le tableau des paramètres climatiques offerts par la littérature (ici la station de Moscou ; tabl. 1). Une sélection des 15 principaux paramètres climatiques est opérée (sur 32 proposées), car tous ne sont pas uniformément relevés dans toutes les stations météorologiques. Ceci pour conserver une relative homogénéité.

MOIS	PRESSION		VENT	RADIATION		TEMPÉRATURES				Écart		Écart été/ hiver °C	GEL n.J/An
	atmosphérique (mbar)	domin ^t		globale	Moy /An	max	min	Extrêmes					
	niv. Ø	station	Sens	m/s >15m/s	kcal/cm ²	°C	°C/J	°C	°C	>0	<0	°C	
Janv	1019,2	997,9	W	5,0	1,7	1,4	-10,3	7,8	4,0	-42,0			
Févr	1019,0	997,7	SE	4,9	1,3	2,9	-9,7	12,0	6,0	-40,0			
Mars	1017,1	996,2	W	5,2	1,8	7,3	-5,0	11,0	15,0	-32,0			
Avrl	1016,4	996,2	SE	4,7	1,3	8,8	3,7	10,1	28,0	-19,0			
Mai	1015,8	996,3	N	4,5	1,5	13,0	11,7	13,3	32,0	-7,0			
Juin	1011,5	992,3	NW	3,9	1,4	15,6	15,4	13,3	35,0	-2,0			
Juil	1010,5	991,5	NW	3,5	1,1	15,3	17,8	11,8	37,0	4,0			
Août	1011,8	992,7	NW	3,5	0,7	11,8	15,8	13,0	37,0	1,0			
Sept	1015,8	996,2	W	4,3	0,9	6,7	10,4	13,1	32,0	-5,0			
Oct.	1018,0	997,9	W	4,7	1,3	3,0	4,1	11,8	24,0	-20,0			
Nov.	1018,6	997,9	SW	4,9	1,5	1,6	-2,3	7,3	13,0	-33,0			
Déc.	1019,2	997,9	S	4,7	1,6	1,0	-8,0	7,0	8,0	-39,0			
Année	1016,0	995,9		4,5	16,1	88,4	3,6	11,0	22,6	-19,5	37,0	-42,0	28,1 224

Tableau 1. Exemple de données climatiques relevées dans les stations météorologiques : Moscou (Lat. : 55°45 / Long. : 37°34E / Alt. : 156 m). Pour des raisons pratiques de traitement, on a dû opérer une sélection et un aménagement de certaines d'entre elles (cf. texte) / *Example of climatic data from weather stations: Moscow (Lat.: 55°45; Long.: 37°34 E; Alt. 156m). For practical reasons of use, some data have been adjusted and others were cut out*

	NEIGE		PRÉCIPITATIONS (mm)				ORAGE		HUMIDITÉ		NÉBULOSITÉ			BRUME	SOLEIL	ÉVAPORATION		
	Couverture		Moy	Max	Min	max /24H mm	>0,1 n.J	n.J/An	Pression Vap.Eau mm	Hum.Rel. 8-10/10 %	Couv ^t n.J/An	7 H 1/10	13 H 1/10			19 H 1/10	Actu	Potent.
	Durée	Ep.Max																
	n.J/An	10 J.																
Janv	31		31,0	67	8	20	17,0		2,2	85	19,5	8,4	8,5	7,8	3,0	30	5,0	
Févr	28		28,0	75	7	21	15,0		2,1	82	16,7	8,6	8,0	7,5	3,0	58	5,0	
Mars	31		33,0	98	6	21	14,0	0,04	2,8	77	14,3	7,6	7,5	6,8	3,0	113	10,0	
Avrl	6		35,0	100	3	25	13,0	0,5	4,7	71	11,5	6,8	7,4	6,8	2,0	161	30,0	
Mai			52,0	103	2	33	12,0	4,0	6,8	64	10,0	6,2	7,2	6,5	0,7	242	70,0	
Juin			67,0	174	5	51	15,0	6,0	9,4	66	8,0	5,5	7,3	6,1	0,6	256	70,0	
Juil			74,0	169	25	79	16,0	8,0	11,2	69	7,5	5,9	7,3	6,4	1,0	258	70,0	
Août			74,0	164	1	63	16,0	4,0	10,2	74	8,8	6,4	7,4	6,5	3,0	218	40,0	
Sept			58,0	131	7	52	17,0	1,0	7,7	79	11,7	7,4	7,6	6,4	3,0	136	20,0	
Oct.			51,0	143	6	42	16,0	0,1	5,3	82	18,3	8,6	8,4	7,4	4,0	73	10,0	
Nov.	4		36,0	114	11	22	17,0		3,7	85	20,9	8,5	8,6	8,2	4,0	32	5,0	
Déc.	31		36,0	82	7	26	19,0		2,5	86	23,4	8,7	8,9	8,5	3,0	20	5,0	
Année	131,0	52	575,0	1420	88,0	79	187,0	23,6	5,7	77	170,6	7,4	7,8	7,1	30,3	1597	300,0	600

Ajustement des paramètres et commentaires

Certaines valeurs ont été transposées pour en faciliter la compréhension ou le traitement. Dans la majorité des cas, les valeurs utilisées ont été ajustées à la moyenne annuelle hormis les températures extrêmes.

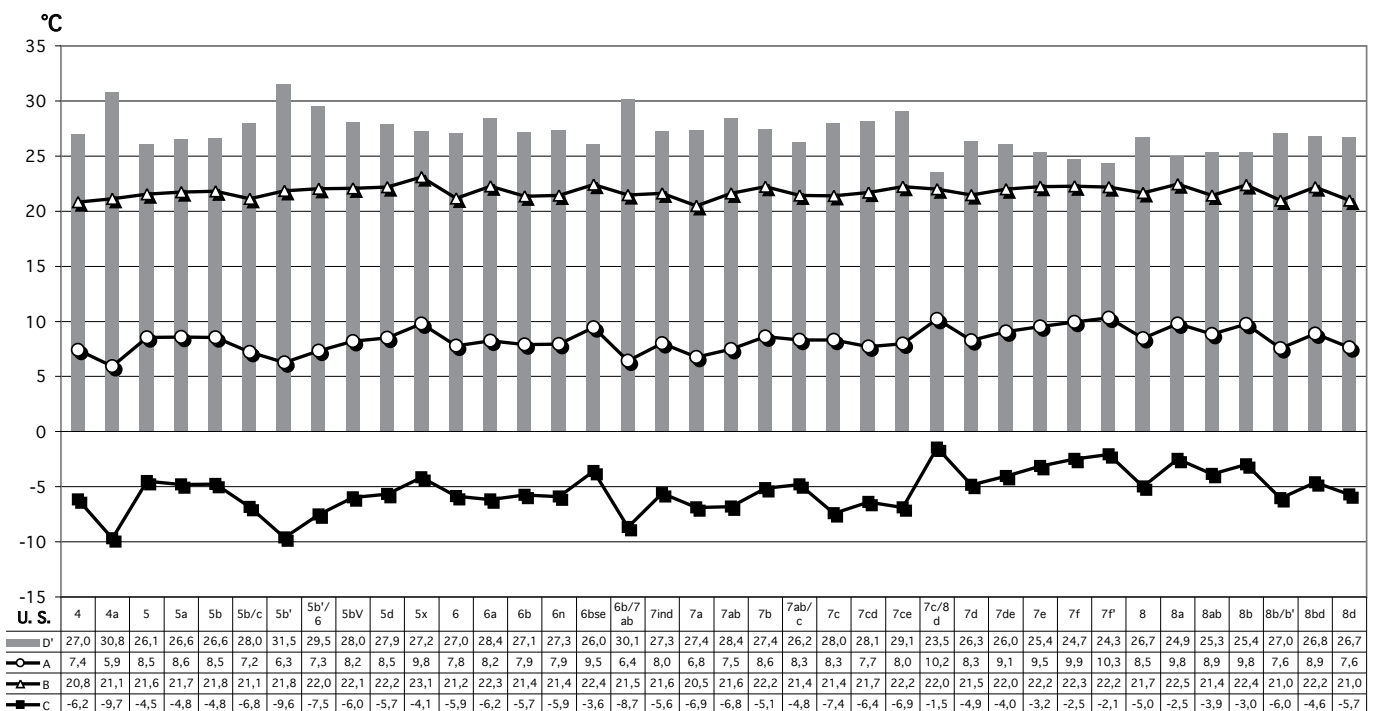
Les écarts quotidiens de température ont été remplacés par les écarts saisonniers (mois le plus chaud / mois le plus froid ; (fig. 2 ; diag. A, hist. D).

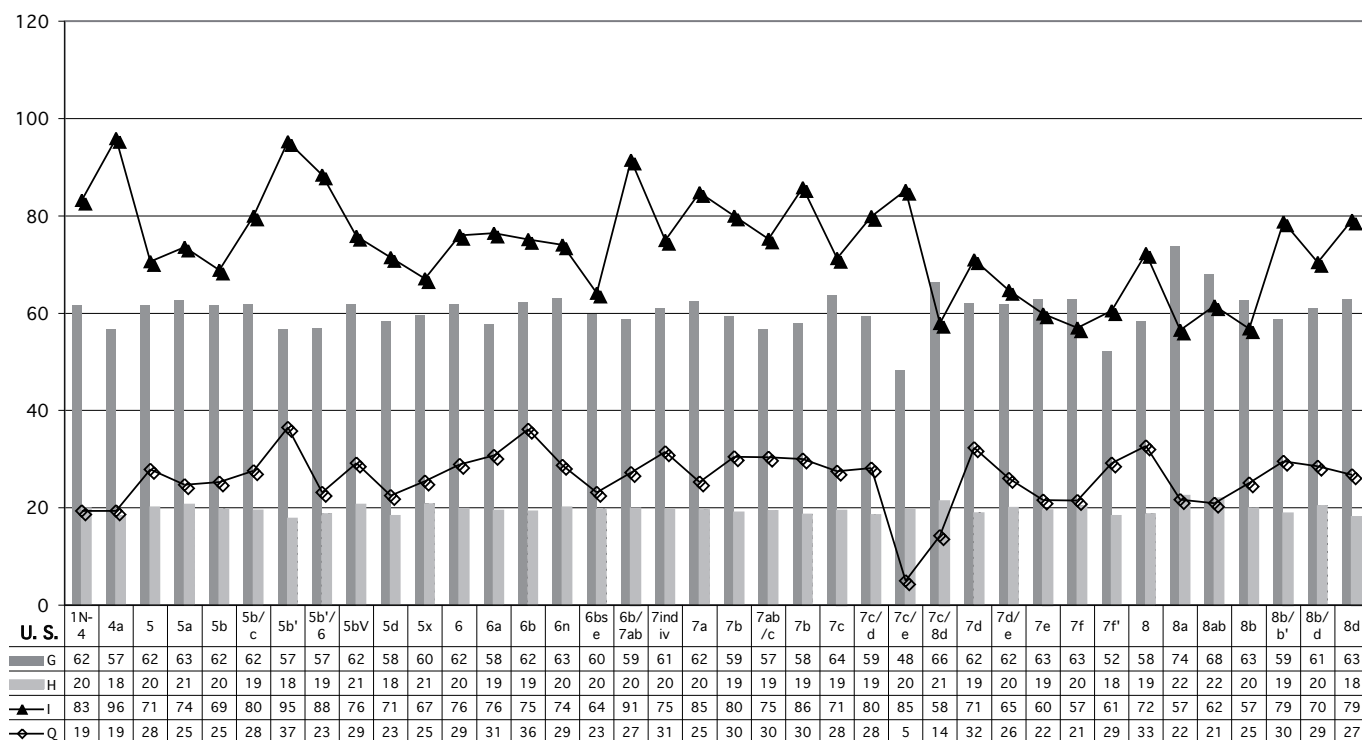
Le nombre de jours sans gel (intéressant pour la végétation) est transposé en nombre de jours de gel (fig. 4 ; diag. C, courbe N) reflétant mieux la durée de la mauvaise saison et globalement l'âpreté du climat. La durée et l'intensité du froid sont souvent néfastes aux petits vertébrés, parfois mortels pour les portées tardives. Le terme d'« année à rongeurs » est très évocateur à ce titre quand les hivers sont doux. Par grand froid, les fousisseurs approfondissent leurs terriers (taupe, campagnols). Les musaraignes ont bien du mal à s'alimenter car les larves d'insectes s'enfoncent plus dans le sol. La surface du sol durcie par le gel accroît encore la difficulté de s'alimenter.

La durée de la mauvaise saison influe sur la période de reproduction. Chaque groupe peut avoir une stratégie différente. Les reptiles peuvent ajourner la mise bas, la salamandre, ovovivipare, peut devenir vivipare en altitude ou dans les régions septentrionales. Le lérot, le hamster et le hérisson hibernent le temps nécessaire et parfois pas du tout en régions méditerranéennes. Ce comportement opportuniste peut permettre à ces espèces d'élargir leur domaine géographique et de côtoyer des taxons réputés plus continentaux.

À la fréquence et hauteur des chutes de neige nous avons préféré la durée de l'enneigement (fig. 3 ; diag. B, c. I) plus difficile à supporter pour les microvertébrés. L'épaisseur du manteau est également importante car les petits vertébrés, s'ils ne peuvent circuler sous la neige sont à la merci de tous les prédateurs. À noter également que les phénomènes d'albédo portant sur la neige fraîche, sont importants pour le maintien de la température du sol sous-jacent. La réfraction au sol de la chaleur solaire explique également, localement l'accélération du réchauffement apparent sur les courbes de températures. L'albédo dépend de la nature de la surface de réception des rayons solaires. Si le sol est recouvert de neige fraîche, par temps clair, la surface de la neige se refroidit plus que le sol nu mais elle tempore le refroidissement du sol sous-jacent. Selon

2. Diagramme A - Températures
 A - Température moyenne annuelle (°C)
 B - Température moyenne du mois le plus chaud (°C). Juillet en général
 C - Température moyenne du mois le plus froid (°C). Janvier en général
 D - Écart saisonnier moyen (°C) entre le mois le plus chaud et le plus froid /
2. Diagram A - Temperatures
 A- Mean annual temperature
 B- Mean temperature of warmest month (°C). Usually July
 C- Mean temperature of coldest month (°C). Usually January
 D- Seasonal deviation between warmest and coldest month (°C)





Arléry (Arléry *et al.* 1973), la réfraction de la température au sol s'établit selon le barème suivant : neige fraîche : 80 à 90 % ; neige ancienne : 50 à 60 % ; sable : 13 à 18 % ; sol cultivé et végétation : 7 à 9 % ; herbe : 19 à 26 % ; argile : 16 à 23 % ; nuages : 25 % ; continent : 34 % ; océan : 26 %.

Ce paramètre est donc un élément protecteur de la petite faune et il est bien regrettable que le phénomène ne puisse être mieux quantifié en raison de son aspect aléatoire dépendant à la fois de la fréquence des chutes de neige, de la durée de l'enneigement, de la température, de l'ensoleillement et de la couverture végétale.

La température superficielle se propage dans le sol en subissant un amortissement progressif. Dans nos régions, la profondeur atteinte par la gelée s'accroît de 1 à 2 cm par jour. Cette vitesse est ralentie par la couverture végétale, surtout en forêt. Elle joue un rôle identique à l'albédo et la température y demeure supérieure à celle de la prairie voisine, jusqu'à plusieurs mètres de hauteur (effet de serre). À l'intérieur de la canopée, la température peut dépasser de 10° celle de l'air libre. En montagne, une température de 0°C au sol permet de conserver une chaleur de 5° dans les terriers et galeries, ce qui autorise certains petits campagnols à entamer le processus de reproduction.

Des précipitations (fig. 3 ; diag. B), nous n'avons conservé que la quantité (courbe G, en cm) et la fréquence annuelles (courbe H). Par son caractère aléatoire, le nombre de jours d'orages présente peu d'intérêt dans le cadre de nos recherches et ne sera pas analysé. Les météorologues retiennent sous ce titre le nombre de jours où le tonnerre peut être entendu, ce qui n'implique pas nécessairement de précipitation violente comme on le conçoit généralement.

L'Humidité Relative décrit la pression de la vapeur d'eau dans l'air et se décompte en pourcentage. Ce paramètre assez évocateur n'affiche pas, à l'usage, de données spectaculaires ou de variations sensibles. La principale mise en cause tient au fait que l'air n'est jamais totalement saturé à 100 % (98 % et 99 % en des lieux précis de Finlande et du Japon) ou totalement sec (0 %). Les régions semi-désertiques conservent une Humidité Relative de 30 % (33 % à Tamanrasset). Pour ces régions, le mode de relevé diffère de celui de l'Europe ; on y détermine le point de rosée (*Dew point*) i. e. : le moment où la rosée se forme sur les plantes et les objets frais avant de s'évaporer. L'équivalence avec l'Humidité Relative est obtenue sur un abaque pour ramener l'heure de relevé à 7h00 du matin.

3. Diagramme B - Précipitations

G - précipitations moyennes annuelles (cm/An)
H - Fréquence des pluies supérieures à 0,1mm (j/An)

I - Neige : durée de la couverture neigeuse (j/An)

Q - Humidité du sol (% d'espèces hygrophiles) /

3. Diagram B - Precipitations

G- Mean annual rainfall (mm/year)

H- Annual frequency of precipitations >0,1mm (days/year)

I- Snow cover period (days/year)

Q- Soil moisture (% hygrophilous species)

On notera que pour l'Europe, le pourcentage d'*Humidité Relative* s'étale de 60 % en région méditerranéenne à 80 % pour le nord de la Scandinavie. Cette faible différence pour une vaste région ne permet pas d'obtenir des écarts significatifs à partir des moyennes. De plus, l'influence permanente de l'océan maintient en France, un taux d'humidité de l'air relativement stable. Toutes ces raisons nous ont fait renoncer à son utilisation.

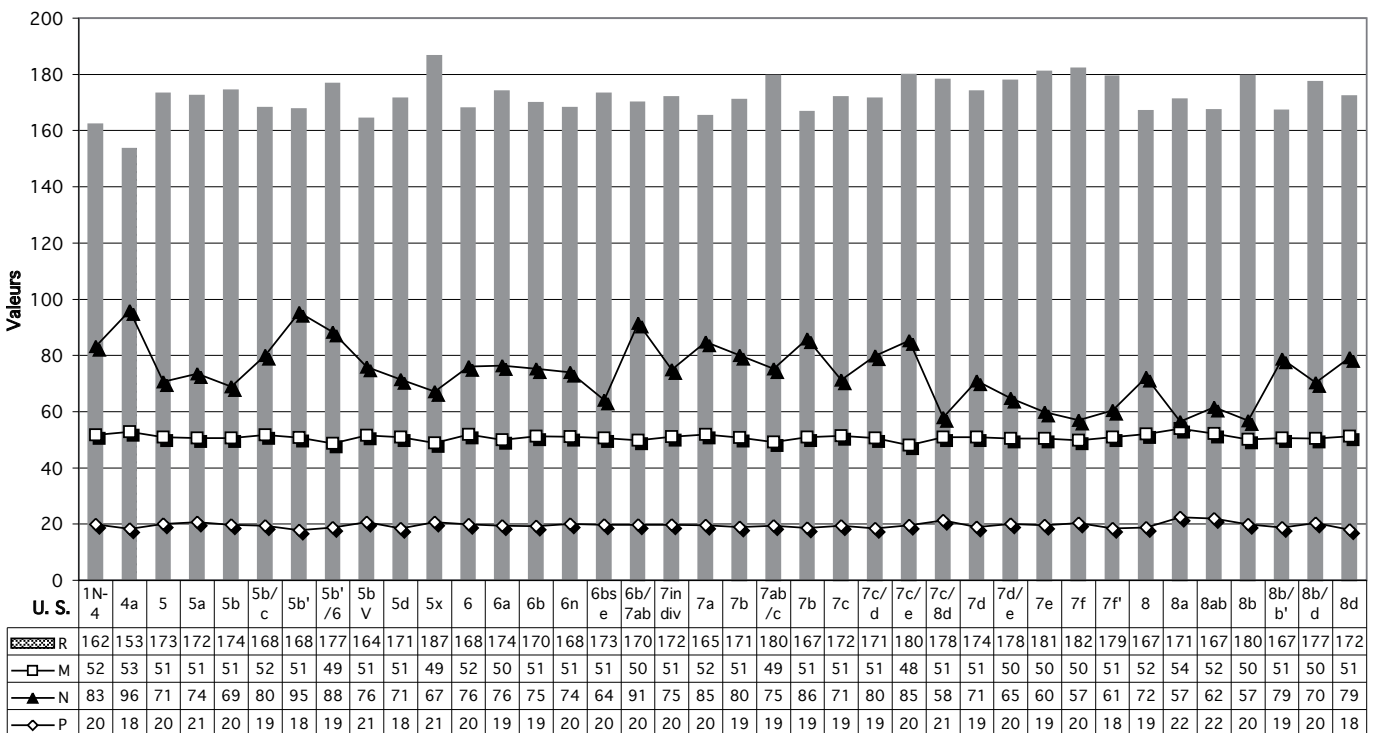
La nébulosité (couvert nuageux de 80 % et plus (fig. 4 ; diag. C, c. M) relevée toutes les 6 heures se traduit en octas (1/8) ou en tenths (1/10) selon l'observateur qui partage le ciel en 8 ou 10 secteurs. Les données de base sont des pourcentages de durée annuelle. Elle influence fortement l'ensoleillement. Les sinuosités de sa courbe évoluent en sens inverse bien qu'avec un certain décalage qui peut s'expliquer par les relevés nocturnes et par le fait qu'on ne passe pas brusquement de l'ombre au plein soleil ou que les nuages d'altitude ne limitent pas l'ensoleillement. Les données concernant le brouillard ou brume (L) n'ont pas été retenues en raison de leur infime variation d'un niveau à l'autre. Ce paramètre est important pour les transports (surtout aériens) mais assez peu pour les microvertébrés hormis la gêne visuelle qu'il occasionne pour leurs prédateurs et l'inconfort momentané des nappes fraîches et humides. Son influence ne se ressent même pas sur l'*Humidité Relative* et ne concerne que la mauvaise saison. On sait cependant que le brouillard nuit à la pollinisation forestière (Cochet 1959).

L'ensoleillement (fig. 4 ; diag. C, hist. R) est un paramètre important pour la vie de la faune sauvage. Ses valeurs vont sensiblement en sens inverse de celles de la *Nébulosité* avec un décalage de quelque 10 % (ciel mitigé et les premiers pouvant s'opérer la nuit). Les valeurs données en heures par an (4396 h. théoriques) sont transposées en nombre de jours par an pour qu'elles n'« écrasent » pas les autres valeurs dans les diagrammes et pour uniformiser les données.

En survol de ces données mathématiques, il convient de garder en permanence à l'esprit que l'Europe occidentale est sous l'influence constante et prépondérante du Gulf Stream. Pour apprécier cette influence, il suffit de penser que Bordeaux (44°52) et Montréal (45°31) sont sous la même latitude...

4. Diagramme C - Ambiance
M - Nébulosité : durée annuelle (% de temps) de ciel couvert à 80 % et plus
N - Gel (j/An)
P - Végétation arborée (% d'espèces vivant en milieu boisé)
R - Ensoleillement moyen annuel (j/An ; maximum théorique annuel : 4396h ; soit : 12h/jour) /

4. Diagram C - Medium
M- Cloudiness: annual time (%) of overcast sky (80% and more)
N- Frost (days/year)
P- Vegetation: forest and woodland species (%)
R- Mean annual sunshine duration (days/year; annual theoretical maximum: 4396h/year = 12h/day)



APPLICATIONS

Disposant de la base de données placée en annexe, l'application de la méthode dite « d'*Écologie Quantifiée* » est considérablement simplifiée. Elle rassemble les données chorologiques, biologiques et écologiques des principales espèces eurasiatiques et nord tropicales africaines susceptibles de se retrouver dans les gisements quaternaires français (Annexe 4) ; la liste des stations météorologiques périphériques du domaine géographique de chaque espèce (Annexe 1) ; la liste de 450 stations météorologiques eurasiatiques et les données climatiques trentenaires résumées de 15 paramètres (Annexe 2) ; les données climatiques du domaine géographique de chaque espèce et les calculs de base afférant : nombre de stations, valeurs moyenne, maximale et minimale, écart-type de chaque paramètre (Annexe 3) ; la synthèse des valeurs de l'annexe 3 (Annexe 3a) ; les valeurs écologiques estimées du biotope de chaque espèce (Annexe 3b).

L'utilisation de la méthode peut se présenter comme un mode opératoire à l'aide d'un tableur (Excel) :

- 1/ Déterminer et classer les espèces sous forme de liste par unité stratigraphique ;
- 2/ Copier dans la base de données (Annexes 3a et 3b) les données climatiques et écologiques espèce par espèce ;
- 3/ Coller au lieu et place de l'espèce dans le ou les niveaux recelant le taxon concerné ;
- 4/ Lorsque chaque taxon est doté de ses propres informations, totaliser les données par colonne pour chaque paramètre dont on obtient à son gré, la moyenne, les valeurs maximale, minimale et l'écart-type pour les plus courantes ;
- 5/ Sélectionner les paramètres d'affinité proche et les disposer pour la mise en graphiques.

Trois (A = Températures, B = Précipitations, C = Ambiance) sont attribués aux données climatiques et deux (D = Végétation, E = Humidité du sol) sont réservés à l'écologie. À titre d'exemple, nous présentons les résultats obtenus dans l'étude du gisement de Coudoulous I (inédits).

Températures (fig. 2 ; diagramme A)

En climatologie, c'est le paramètre fondamental ; tous les autres en dépendent plus ou moins directement. C'est sur lui que repose le classement des climats. C'est lui qui, mis en graphique, permet de comparer niveaux, sites et résultats d'autres méthodes.

Trois courbes principales sont mises en parallèle : Température moyenne annuelle (A), Température du mois le plus chaud (B) et Température du mois le plus froid (C). Un histogramme (D) a été superposé pour concrétiser l'écart des températures entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid. En général, un écart dépassant 25° signale une phase continentale (périglaciaire) ; 15 à 20° se rencontrent durant les périodes tempérées ; les faibles écarts (de 8 à 12°) appartiennent aux régions méditerranéennes et semi-désertiques. Localement, le relief, les nappes aquifères et la végétation font légèrement varier les données.

On constate que les courbes n'ont pas un profil identique ou symétrique. Celui des minima (courbe C) est très tourmenté par ses variations d'amplitude. Elle permet le mieux de déceler la présence de phases périglaciaires ou d'interstades. Les moyennes annuelles (courbe A) sont beaucoup plus nuancées et ce sont elles qu'on utilise pour établir des comparaisons, évitant ainsi les excès d'interprétation mais également parce que tous les auteurs retiennent prioritairement ce paramètre et, statistiquement c'est à partir de la moyenne que se mesurent les écarts et autres paramètres. La courbe des maxima (courbe B) a peu de relief. Cette situation trouve, à mon sens, son explication dans la présence de barrières géographiques : lors de l'extension de l'inlandsis, les faunes orientales et boréales sont repoussées et atteignent l'Europe occidentale en situation de cul-de-sac. Les faunes tempérées et méridionales ne peuvent fuir, étant arrêtées par l'océan Atlantique et la mer Méditerranée. Il leur faut s'adapter aux rigueurs du climat, à la compétition alimentaire avec les nouveaux venus, ou disparaître.

Lors du retrait de l'inlandsis (phase interstadiaire) les faunes continentales se retirent vers l'Est et le Nord et les faunes tempérées reconquièrent les territoires délaissés lors de l'avancée glaciaire mais le cortège ne se renouvelle pas : pas d'espèces africaines, (mériones ou gerboises). Le nombre de représentants s'accroît mais pas le nombre de taxons. La Méditerranée reste une barrière infranchissable pour les petites espèces. Le mulot et le lérot peuplant le Maghreb sont des migrants européens ayant transité par le Moyen-Orient. Durant cette période climatique les cortèges de petite faune de plaine sont pratiquement dépourvus d'espèces continentales qui restent confinées dans d'étroits espaces privilégiés et souvent en voie d'extinction (faune des marécages tel *Microtus oeconomus*). Par contre, jamais on ne trouve de phase périglaciaire contenant strictement des espèces continentales. Les formes tempérées restent omniprésentes, bien qu'en nombre réduit. Cette situation entraîne un étroit rapprochement des populations, donnant parfois un caractère paradoxal aux associations. Le même processus s'observe pour la grande faune et plus particulièrement les Cervidés (renne et cerf par exemple) et leurs inconditionnels prédateurs, les Canidés qui trouvent *gîte et couvert* dans quelques massifs forestiers persistants. Cette situation survient également lorsque certains individus « continentaux » tentent de retrouver en altitude leur biotope détruit en plaine et sont ainsi associés à des espèces tempérées en phase de reconquête.

Dans les faits, les espèces tempérées sont donc toujours présentes dans les cortèges avant, pendant et après les phases périglaciaires et, à l'arrivée comme au départ des migrations, l'amplitude des courbes se réduit, bien que les valeurs extrêmes puissent s'éloigner. Ces caractères ressurgissent donc sur les courbes des maxima qui ne reflètent jamais les excès de températures des régions semi – désertiques. De plus l'influence permanente des masses océaniques et maritimes limite les canicules et les froids nordiques. Le profil des courbes n'est plus qu'une faible ondulation.

Le tableau accompagnant le diagramme rassemble les données chiffrées de chaque unité stratigraphique.

Précipitations (fig. 3 ; diagramme B)

C'est le paramètre le plus important après les températures. Certains auteurs l'utilisent dans la classification des climats par le biais de l'évapotranspiration (Thornthwaite 1931 et 1948). Cette donnée n'est pas enregistrée par toutes les stations et nous n'avons pu la retenir dans nos analyses. Elle dépend d'un large panel de paramètres tels que : nature du sol, végétation, hygrométrie du terrain et de l'air, température, relief et vent et se subdivise en évapotranspiration potentielle et réelle. Elle ne peut avoir, à travers cette mosaïque d'observations qu'une définition et une influence très locales.

Le diagramme des précipitations transcrit les conditions atmosphériques du site : seules la quantité (G) et la fréquence (H) des pluies ont été retenues. Comme il a été expliqué précédemment, le nombre de jours d'orage, peu significatif, est exclu des analyses. Nous avons joint au diagramme la durée de l'enneigement (I) et le pourcentage des espèces recherchant le milieu humide (Q).

Les valeurs placées en « référence » sur l'axe des ordonnées se traduisent en cm pour la courbe G (hauteur annuelle des précipitations), en nombre de jours par an pour l'histogramme H (fréquence des précipitations) et la courbe I (durée de l'enneigement), et en % pour la courbe Q (pourcentage d'espèces hygrophiles). Bien que ces paramètres soient tous liés à l'hygrométrie, aucun tracé ne suit régulièrement un autre. Il faut chercher dans les autres graphiques pour trouver quelques concordances, parfois assez étroites comme la fréquence des gelées et la durée de l'enneigement, les températures et l'ensoleillement etc. On verra plus loin qu'il existe également des liens avec la végétation, chose normale mais intéressante à constater pour la crédibilité de la méthode.

Plutôt que de développer un tableau séparé, les valeurs obtenues pour chaque niveau sont incluses dans les tables de données accompagnant chaque graphique comme le permet le tableur Excel. Ce procédé facilite l'observation et la comparaison.

Ambiance (fig. 4 ; diagramme C)

Sous ce vocable sont rassemblées des données entretenant d'assez étroites relations entre elles mais également dans le but de ne pas surcharger d'autres diagrammes. Leur interprétation est incluse dans les paragraphes concernant leur sujet.

La courbe P recense en pourcentage le nombre d'espèces préférant la végétation ligneuse. Ce paramètre est détaillé sous ses divers aspects dans le diagramme D.

CADRE ÉCOLOGIQUE (Annexe 3b)

Sous ce titre, on tente de mettre en évidence le paysage végétal et hygrométrique des environs du site. Avec le cadre climatique traité précédemment ces trois paramètres constituent les éléments essentiels du biotope. Toutefois, ces deux derniers critères n'engendrent pas de relations comparatives avec d'autres sites mais restent importants pour visualiser et comprendre l'évolution environnementale du gisement.

La quantification des données environnementales est opérée subjectivement en subdivisant les deux paramètres de base (*Végétation* et *Hygrométrie*) en cinq éléments chacun. Dans deux tableaux :

1/ *Végétation* (fig. 5 ; diag. D) : sol dénudé, rocaïlle ; prairie ; broussailles ; taillis ; futaie. C'est le sens de reconstitution végétale d'un sol ;

2/ *Hygrométrie* (fig. 6 ; diag. E) : sols secs ; sols frais ; tourbières, marécages, marais ; étangs ; eaux vives.

Le biotope d'une espèce est toujours composite et varie d'un taxon à l'autre. De ce fait, il n'est pas possible d'effectuer des calculs sur un ensemble de taxons mais seulement sur les paramètres séparés de leur biotope. Le processus est donc inversé par rapport à celui des autres auteurs étudiant la quantification. Après avoir défini les principaux éléments d'un biotope, nous insérons dans chacun d'eux le pourcentage de fréquentation de l'espèce. Ces affinités sont indiquées dans la plupart des ouvrages de vulgarisation et guides du naturaliste cités en annexe 4 dans le cadre des données éco-éthologiques des espèces.

5. Diagramme D - Végétation (importance relative en % du type)

S - Rocaïlle : sol nu, éboulis, lichens, mousses ou pelouse

T - Prairie : herbacées à graminées dominantes (steppe, prés)

U - Broussailles : arbrisseaux de 0,50 à 2 m environ (landes, garennes, friches)

V - Taillis : arbustes de 2 à 5 m environ (garrigue, maquis...)

W - Futaie : arbres de plus de 5 m (bois, forêts...)/

5. Diagramme D - Végétation (relative importance in % of each type)

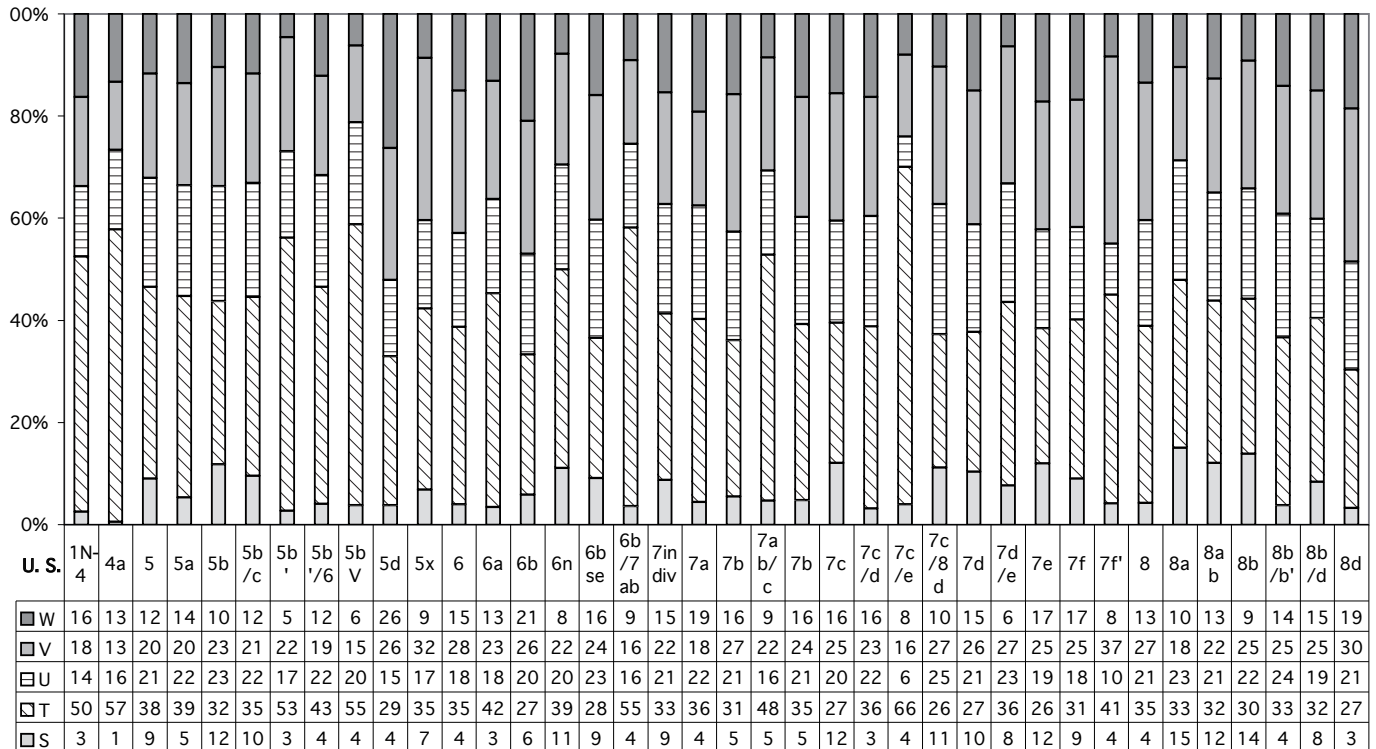
S- Rockwork, bare soil, scree: lichens, moss or lawn

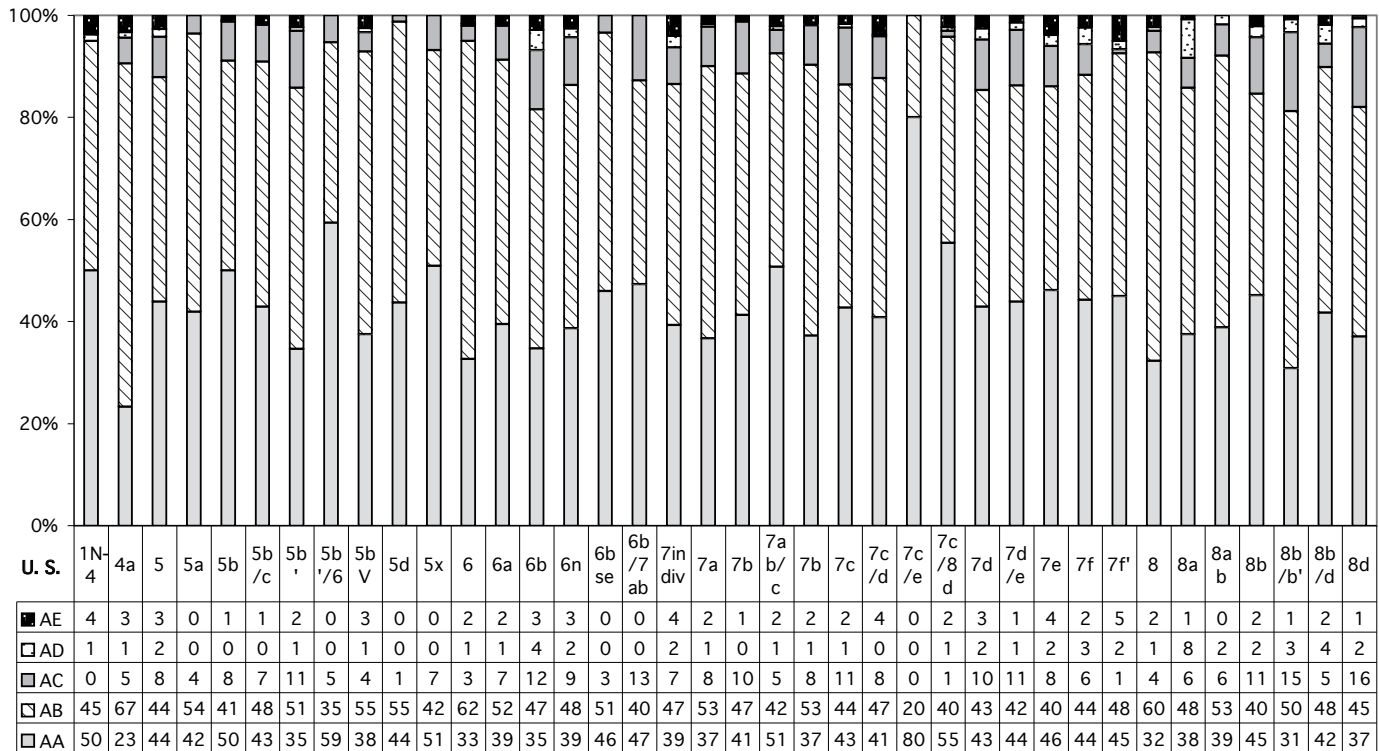
T- Grassland: herbaceous with mainly graminaceae (steppe, meadows)

U- Brush: from about 0,5m to 2m high (moorlands, garennes, wild lands)

V- Coppice: shrubs from about 2 to 5m high (garrigue, scrub)

W- High forest: trees above 5m high (woods, forests, etc.)





6. Diagramme E - Hygrométrie du sol (importance relative en % du milieu)

AA - Sec : sol bien drainé, sableux, rocailleux, semi-désertique

AB - Frais : sol meuble, humique, limoneux à argile souple (prairie de fond de vallée, sol forestier)

AC - Marécageux : sol imbibé en permanence, à intervalles de mares et d'îlots (tourbières, landes à sphaignes, étangs à végétation aquatique abondante)

AD - D'étang : plan d'eau stagnante ou à courant lent, permanente et profonde, à végétation aquatique rare ou absente

AE - D'eau vive : eau courante et claire, ruisseau, rivière

N.B. : Les pourcentages indiqués pour les paramètres « Végétation » et « Hygrométrie du sol » sont une estimation de l'importance relative des divers éléments (S à AE) dans le domaine vital de l'espèce, pour sa reproduction, son alimentation, son repos, sa protection etc. /

6. Diagram E – Ground hygrometry (Relative importance in % of the environment)

AA- Dry ground: well drained, sandy, rocky, semi-desert ground

AB- Wet ground: loose, humic, loamy with soft clay soil (valley bottom grassland, forest soil)

AC- Boggy soil: waterlogged soil, with intervals of pools and islets (bogs, peat moss moorlands, ponds with abundant aquatic vegetation)

AD- Pond: stagnant water sheet or with slow running water, permanent and deep with scarce, absent or peripheral vegetation

AE-Running and clear water: brook, river

N.B.: percentages for vegetation and ground hygrometry are an estimation of the relative importance of the various elements (S to AE) in the vital field of species in terms of reproduction, feeding, rest and protection

La fréquence d'occupation du milieu est estimée en pourcentages d'après les informations trouvées dans la littérature et peut être sujette à caution. Elle tente d'apprécier les exigences de l'espèce quant à la reproduction, l'alimentation et la protection. Pour la diversité de ses lieux de séjour, le Crapaud commun (*Bufo bufo*) pourrait être pris comme exemple - type. Nous avons quantifié son biotope comme suit :

- rocaille : 10 % ; prairies : 10 % ; broussailles : 15 % ; taillis : 40 % ; futaie : 25 %.

- sols secs : 5 % ; sols frais : 35 % ; marécages : 40 % ; étangs : 20 % ; eaux vives : 0 %.

Comme pour les données climatiques, les caractères de l'environnement sont regroupés par niveau dont on calcule la moyenne.

Ces divers éléments sont représentés sous forme de deux histogrammes aidant à mieux visualiser l'écosystème (Unité stratigraphique) où séjournent et se succèdent tous ces microvertébrés.

CADRE CHRONOLOGIQUE

Il s'ancre d'abord à la Paléontologie et à la Systématique. Les caractères évolutifs rencontrés surtout chez les Rongeurs fixent une échelle chronologique relative. Leur apparition et leur disparition du monde animal participent aussi à cette localisation temporelle quelque peu aléatoire puisque l'on trouve toujours des espèces reliques en des lieux privilégiés.

En dépit de leurs faibles moyens apparents de déplacement et d'adaptation, il semble que les Batraciens et les Reptiles aient le mieux résisté aux aléas de l'environnement car leurs groupes ne se sont pas modifiés voire enrichis durant tout le Quaternaire. Hors de leur participation à la description de l'environnement, ils ne permettent pas d'étayer des paliers chronologiques.

Plus proches de nous, les recherches sur les fluctuations des isotopes d'Oxygène sur les sédiments marins ou les bryozoaires qu'ils renferment permettent également de tracer des courbes chronologiques de référence pour les océans. Les carottes extraites des glaces du Groenland visent le même but. Sur le continent, les méthodes dites du « radiocarbone » (le ^{14}C) et de l'« Uranium-Thorium » (U/Th) sont encore souveraines et fixent des dates (à quelques années près).

En l'absence de ces datations la quantification de l'environnement à l'aide des microvertébrés peut permettre de replacer, par similitude des silhouettes, les stratigraphies quaternaires sur les courbes de références océaniques ou polaires. Elles permettent en outre de décrire l'environnement avec une relative précision, ce qui échappe aux autres disciplines.

Cependant l'utilisation des données actuelles limite le champ d'investigation au Pléistocène moyen. Les stades plus anciens nous font entrer dans le cadre de la *Systématique*, domaine encore très lacunaire où les phénomènes de cladogénèse ne facilitent pas la compréhension de l'Environnement.

Comparaison des courbes des moyennes thermiques

Sans reprendre les explications détaillées de l'étude publiée dans les actes du Colloque de l'UISPP de Lisbonne (septembre 2006, sous presse), nous présentons en exemple d'application les rapprochements possibles entre les courbes des moyennes climatiques élaborées sur quatre sites du Quercy et les variations thermiques obtenues par divers procédés isotopiques, palynologiques et de susceptibilité magnétique.

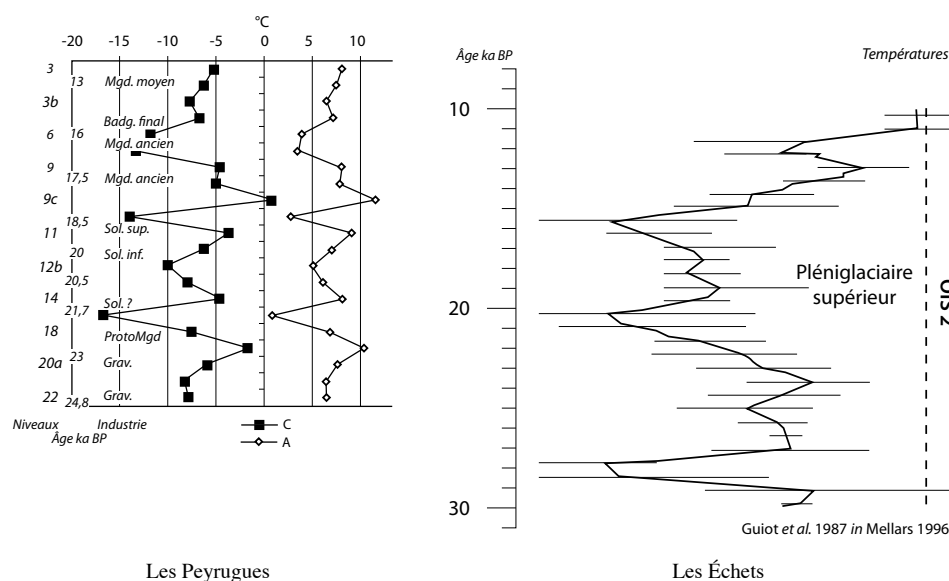
Remarque : Les courbes des températures moyennes que nous avons précédemment figurées dans cette note ont un profil différent de ces dernières car leur représentation graphique simultanée tasse verticalement le schéma, mais les valeurs n'en sont pas modifiées.

Stade OIS 2 (fig. 7 ; diag. F)

En application de cette quantification des données thermiques, nous reprenons les diagrammes élaborés à l'occasion de notre participation à l'ACR sur les « Cultures et environnements paléolithiques en Quercy ». Le gisement des Peyrugues (Orniac, Lot) décrit l'évolution climatique du Stade OIS 2. Sa courbe est mise en comparaison avec celle des données polliniques des Échets (Guiot *et al.* 1993) (fig. 7 ; diag. F). Une coïncidence assez étroite peut être constatée entre les deux courbes, de 13 à 25 ka environ. Pour vérification, nous avons mis en parallèle (sans les figurer) les deux courbes des *Précipitations* : les mêmes constats de forme et de calage chronologique s'y retrouvent.

Stade OIS 3 (fig. 8 ; diag. G)

La même opération de comparaison est dressée lors du stade OIS 3 entre le site des Fieux (fouilles F. Champagne ; Champagne *et al.* 1990) et la courbe pollinique de la Grande Pile (Woillard 1978) (fig. 8 ; diag. G). La similitude des silhouettes est

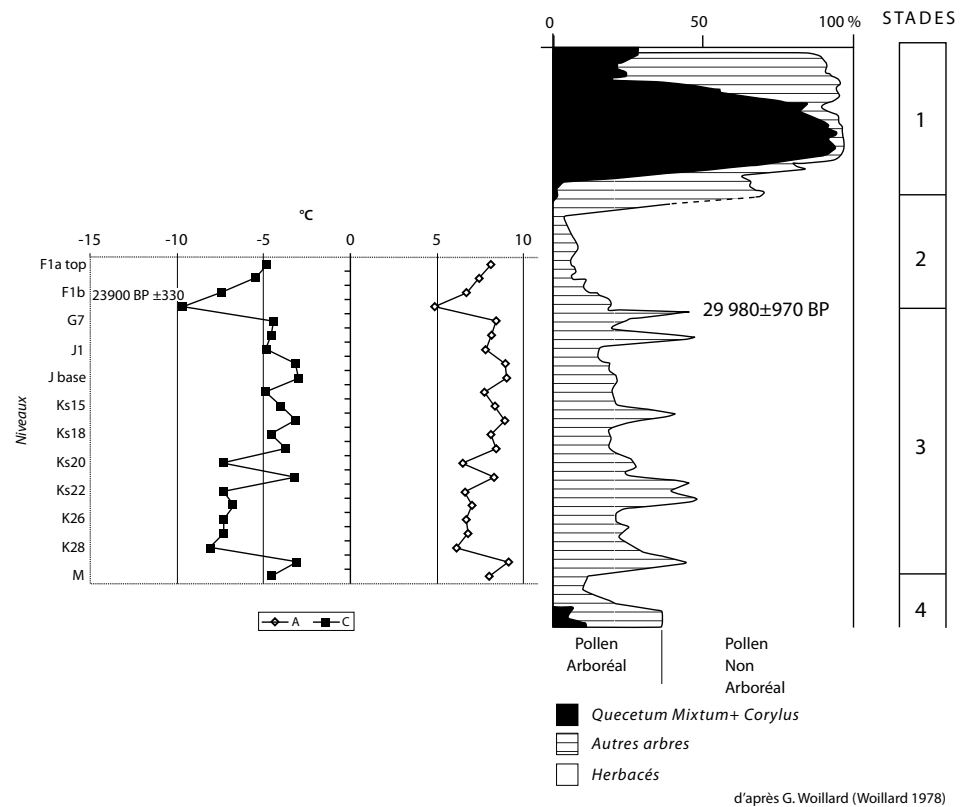


7. Diagramme F - comparaison des courbes de températures des Échets (Guiot *et al.* 1993) et des Peyrugues (Orniac, Lot) au cours du stade isotopique OIS 2 (phase du Pléniglaciaire supérieur)
 Courbe A : température moyenne annuelle
 Courbe C : température du mois le plus froid /
 7. Diagram F - Comparison of temperature curves of "Les Échets" (Guiot *et al.* 1993) with "Les Peyrugues" (Orniac, Lot) during isotopic stage OIS 2 (Upper Pleniglacial)
 Curve A: Mean annual temperature
 Curve C: Coldest month temperature

beaucoup moins évidente qu'aux Peyrugues en dépit de l'abondance des vestiges. Cela tient probablement à un manque de diversité des taxons d'un échantillon à l'autre. On remarquera cependant qu'à la même date (ou presque) de 23,9 ka (aux Fieux) pour une même industrie (Gravettien), la température constatée sur les courbes des Peyrugues et des Fieux est identique au degré près. À l'autre extrémité de la courbe le raccordement avec le stade OIS 4 est beaucoup moins évident, pour des raisons stratigraphiques. Climatiquement, le sommet de la couche M et la base de la couche K sont semblables, bien que séparés par un effondrement (couche L) stérile. Il semblerait donc que l'U.S. M1 (sommet de la de la couche M) appartienne déjà au stade OIS 3 et que l'effondrement matérialisé par la couche L ait lieu au cours du réchauffement au début du stade 3.

Stade OIS 5 (fig. 9 ; diag. H)

Du caractère hypogée de Coudoulous II (Brugal 2006) découle la pauvreté en vestiges de microfaune. Le découpage par plans de décapages fins a dû être ramené au regroupement par niveaux pour avoir une quantité de vestiges significative. De ce fait, les variations climatiques mineures sont arasées. Deux courbes sont mises en regard de celle de Coudoulous II (fig. 9 ; diag. H) ; celle de la Grande Pile (Woillard 1978) pour la palynologie et celle de la Susceptibilité Magnétique élaborée spécialement sur le site par B.B. Ellwood (Brugal *et al.* 2001). Si la forme générale de la courbe est respectée, quelques indentations sont absentes. La position de deux formations stalagmitiques (niv. 5 et 8 stériles) constituent d'intéressants repères dans cet ensemble attribué à l'Éémien. Les deux extrémités de la courbe s'achèvent sur un très net abaissement des températures. La couche 4 appartiendrait au stade isotopique OIS 4 tandis que la couche 9 conclurait le stade isotopique OIS 6.



8. Diagramme G - comparaison des courbes de températures de la Grande Pile (Woillard 1978) et de la Grotte des Fieux (Miers, Lot) au cours du stade isotopique OIS 3 /

8. Diagram G – Comparison of temperature curves of “La Grande Pile” (Woillard 1978) with “La Grotte des Fieux” (Miers, Lot) during isotopic stage OIS 3

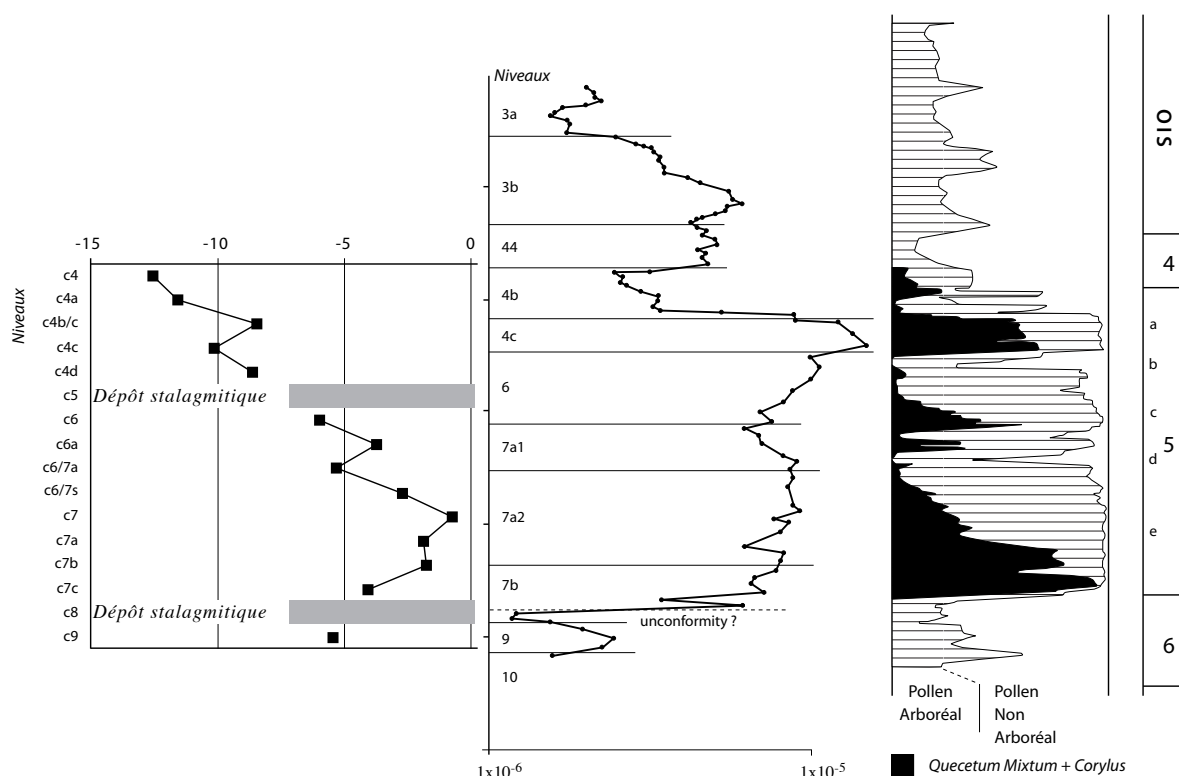
Les Fieux

La Grande Pile - Palynologie

Coudoulous II

Coudoulous II -
Susceptibilité magnétique (m^3/kg)
d'après B. B. Ellwood (in Brugal et al. 2001)

La Grande Pile - Palynologie
d'après G. Woillard (Woillard 1978)



Stades OIS 6, 7 et 8 (fig. 10 ; diag. I)

L'aven comblé de Coudoulous I (Jaubert *et al.* 2005) ouvert en plein cœur par la pelleuse, présente un remplissage très complexe dans les niveaux profonds constitués de lentilles sédimentaires se succédant rapidement avant d'atteindre un profil d'équilibre matérialisé par le niveau 4, son habitat abrité des intempéries septentrionales et ses restes de Bisons. À la base, l'ensemble 8 présente d'importantes perturbations, surcreusant les argiles stériles de la couche 9 et englobant diverses formes de concrétions du moon-milk à l'aragonite. L'étroite succession des dépôts rend leur distinction difficile. Le contenu diffère pourtant nettement et met en évidence d'importantes variations thermiques précédant un brutal et important réchauffement déterminant la base de l'ensemble 7. Cette formation a l'aspect d'un dépôt de pente par sa succession de lentilles sédimentaires érodant chacune la surface sous-jacente en y prélevant sporadiquement les vestiges osseux d'un autre cachet climatique. Les formes climatiquement continentales n'ont pu être nettement isolées des formes tempérées pour souligner les variations climatiques internes.

La partie supérieure de Coudoulous I représente le stade isotopique 6 (OIS 6). Elle est matérialisée par les ensembles 4, 5 et 6. Les formations lenticulaires y sont bien moins disloquées que dans les couches profondes et prennent progressivement l'allure de vrais niveaux compacts et moins pentus. Les variations climatiques indiquent globalement un certain fraîchissement par rapport à l'ensemble 7 et bien que les sinuosités successives soient relativement proches, en nombre et en forme de celles de la courbe de Martinson, l'amplitude climatique globale est nettement moins affirmée. L'explication nous en a été donnée par B. Kervazo qui constate qu'à ce stade, les apports sédimentaires proviennent majoritairement de la surface du plateau karstique plutôt que de la desquamation des parois ; d'où un afflux d'éléments fauniques tempérés, masquant en partie l'intensité du froid, dont on ne distingue plus que les séquences ponctuelles les plus rigoureuses durant lesquelles la corrosion et les ruissellements tendent à se figer. Le niveau 4 est le

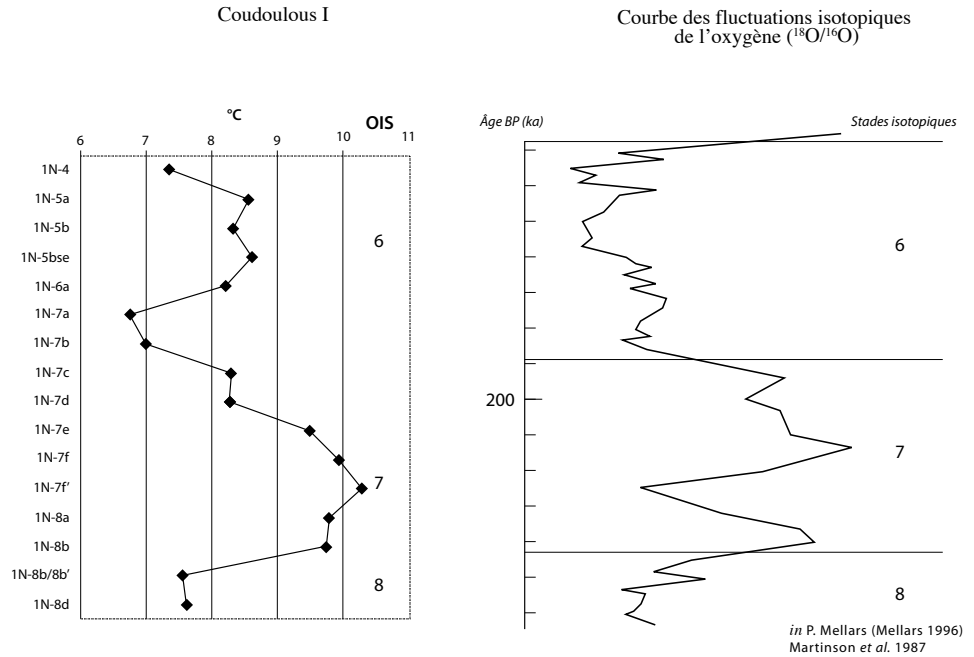
9. Diagramme H - comparaison de la courbe des températures de Coudoulous II et des courbes de la Grande Pile et de la susceptibilité magnétique (Ellwood in Brugal *et al.* 2001) au cours du stade isotopique OIS 5 / 9. Diagram H - Comparison of temperature curves of "Coudoulous II" with "La Grande Pile" and of the magnetic susceptibility (Ellwood, in Brugal *et al.* 2001) during isotopic stage OIS 5

10. Diagramme I - comparaison de la courbe des températures de Coudoulous I et de la courbe des fluctuations isotopiques de l'oxygène ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) relevées sur les animalcules des fonds des cinq océans (Martinson *et al.* 1987) au cours des stades isotopiques OIS 6, 7 et 8 (pars.)

Note : les données ont été simplifiées par la suppression des prélèvements lenticulaires décuplant les indentations thermiques mineures, afin de rendre plus évidents les grands traits de l'évolution climatique /

10. Diagram I - Comparison of temperature curves of "Coudoulous I" with the oxygen isotopic fluctuation curve ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) from the animalcules at the bottom of all five oceans (Martinson *et al.* 1987) during isotopic stages OIS 6, 7 and 8 (pars.)

Note: Data have been simplified through the removal of lenticular samplings that were increasing minor thermal indentations, so as to give prominence to the broad lines of climatic evolution



dernier à fournir des restes de microvertébrés. Il est intéressant de constater qu'avec un cortège différent de celui de la base de Coudoulous II, les températures sont identiques, ce qui confirme l'enchaînement stratigraphique entre les deux sites, que chacun ressentait intuitivement. La couche 4 de Coudoulous I serait contemporaine de la couche 9 de Coudoulous II et appartiendrait à la phase terminale du stade OIS 6.

Le dernier diagramme figuré (fig. 11 ; diag.J) tente une synthèse chronostratigraphique des quatre sites quercinois étudiés et une mise en parallèle avec la courbe élaborée par D.C. Martinson (Martinson *et al.* 1987) d'après les variations isotopiques de l'Oxygène ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) sur les sédiments des fonds marins des 5 océans. L'ensemble s'avère relativement cohérent sauf dans le stade 2 (OIS 2) où les variations sont si nombreuses et si intenses que, selon P. Mellars (Mellars 1996), les dépôts ne parviennent plus à les enregistrer sans confusion et les courbes polliniques tendent à devenir plus fiables que les courbes isotopiques. La même difficulté de lecture se retrouve sur les variations thermiques enregistrées sur les courbes des carottes glaciaires du Groenland (GISP2). Ce relais nous est totalement bénéfique et la courbe symbolisant l'évolution climatique de la stratigraphie du gisement des Peyrugues (Orniac, Lot) couvrant l'espace chronologique du stade isotopique 2 (OIS 2) s'en trouve largement crédibilisée.

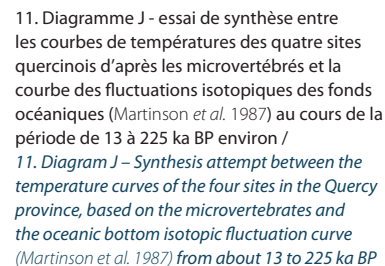
Commentaires

L'examen des courbes de températures et la tentative de rapprochement avec les courbes isotopiques entraînent maintes réflexions tant sur les similitudes que sur les différences.

Pour chaque gisement pris individuellement, les résultats paraissent satisfaisants dans leur rapport avec la chronologie classique et les variations thermiques, dès lors qu'on se contente d'une estimation « chaud/froid ». À ce stade, pour un même site, les coïncidences entre la palynologie et la microfaune sont relativement étroites surtout si l'on se limite aux rongeurs, végétariens par nature.

Les relations se compliquent sensiblement pour comparer deux sites réputés contemporains mais de latitude ou de topographie différente. Si les variations de températures coïncident, il est peu probable que leur niveau soit identique : les « Heinrich events » par exemple pourront être synchrones mais d'amplitude différente.

On pourrait multiplier les exemples avec d'autres méthodes. Le pire paraît être la comparaison entre un milieu stable (fonds marins, calotte glaciaire) et un milieu continental perturbé (site de plein air, dépôt de pente, bioturbations).



@18

soient répandus comme en surface d'un cône d'éboulis, les techniques de fouille adaptées ont pu éviter les mélanges de faunes. Aucune perturbation ne semble avoir affecté la stratigraphie. De ce fait, les résultats paléoclimatiques de la microfaune ont pu s'aligner sur la susceptibilité magnétique autant que sur la courbe palynologique de la Grande Pile. On regrettera qu'une telle stabilité ne se soit pas retrouvée dans Coudoulous I où les tests de susceptibilité magnétique sont demeurés inopérants et les pollens insuffisants. Les perturbations stratigraphiques enregistrées par la sédimentologie ont également affecté les cortèges de microvertébrés et provoqué le décalage des courbes thermiques, même si elles conservent les traits généraux des courbes isotopiques.

Il convient donc de rester vigilant lors des comparaisons avec les courbes isotopiques de référence et de s'enquérir des éventuelles perturbations locales pouvant affecter l'échantillonnage ou la stratigraphie. On constate également que dans les milieux perturbés, les températures affichées par les cortèges de microvertébrés, peuvent conserver les variations d'amplitude mais n'ont plus de valeurs propres significatives.

CADRES DIVERS

Sans vouloir trop approfondir le sujet, nous souhaiterions évoquer quelques points intéressants susceptibles d'améliorer la connaissance du paléoenvironnement ou de diversifier l'emploi de la méthode.

L'environnement et la morphologie dentaire

Deux études biométriques déjà évoquées concernant *Microtus brecciensis* et *Arvicola terrestris* (Jeannet 2000, Jeannet & Cartonnet 2000) tendent à montrer les étroites relations existant entre l'environnement et la morphométrie dentaire. En bref, les conclusions montrent que *Microtus brecciensis* du Pléistocène moyen d'Ornac 3 (Ardèche) a bien le même biotope que son descendant *Microtus cabreræ* et pour celles d'*Arvicola terrestris* de la Chênélaz (Würm ancien, Hostiaz, Ain), qu'avec un biotope différent d'*A. t. terrestris* nous sommes en présence de la sous-espèce *A. t. schermann*.

Les rapports mettent également en évidence, une modification de la morphologie dentaire en fonction de l'alimentation : accroissement de l'hypsodontie en milieu sec où la végétation se durcit ; élargissement en secteur humide où l'herbe est plus tendre et plus nutritive (plantes à bulbes).

Transposition des formules climatologiques

Quelques formules simples peuvent être utilisées pour mettre en évidence certaines particularités climatiques. Nous les présentons sans pouvoir les développer toutes.

Indice de continentalité : (Arléry *et al.* 1973 p. 17) Il permet de confirmer la rigueur du climat. Il est basé sur l'éloignement de l'océan. Son échelle s'étend de K=0 pour Thornshavn (îles Féroé) aux environs de K=100 pour Verkhöiansk (Sibérie).

$$K = \frac{a \cdot A}{\sin(L + L_0)} + b$$

où

A= amplitude moyenne annuelle

L= latitude du lieu (latitude virtuelle)

a, b, L₀ sont des paramètres (a= 1,7 ; b= -14 ; L₀ = 10)

La formule ne s'applique pas au-dessus de 80° de latitude et (selon nos essais) au-dessous de 45° N. Il semble également, au vu des diagrammes climatiques classiques que cet indice pourrait être revu en tenant compte de la longitude qui ne manque pas d'accentuer la continentalité d'ouest en est jusqu'à ce que l'océan Pacifique influence les données.

Indice d'aridité (adapté de Estienne & Godard 1998). Selon de Martonne :

$$I_a = \frac{P}{T + 10}$$

où

P= précipitations annuelles (en mm)

T= température moyenne annuelle

Pour

$I_a < 5$: hyperaridité

$5 < I_a < 10$: désert

$I_a > 10$: semi aridité

Coefficient de pluviométrie : adapté de la formule

$$iPl = \frac{h}{(H/365) \times 31}$$

où

h= moyenne des pluies du mois étudié

H= précipitation annuelles

31= nombre de jours du mois considéré

- *Transposition par niveau* :

$$iPr = \frac{g}{(G/nn)}$$

où

g= précipitations d'un niveau donné

G= hauteur des précipitations tombées sur le site

nn= nombre de niveaux

Indice de fréquence des précipitations

$$fP = \frac{H_m}{n_j} \text{ (mm)}$$

où

H_m= hauteur mensuelle des précipitations

n_j= nombre de jours de pluie

Peut être transposé en : $\frac{\text{Hauteur totale}}{\text{Nombre de jours de pluie}}$

ou : régime d'un niveau :

$$\frac{N_j \times}{H/n_j \text{ s}}$$

où

n_j x= nombre de jours de pluie du niveau considéré

H= hauteur totale des pluies pour le gisement

n_j s= nombre total de jours de pluie

Références

SITES	RÉGION	RÉGIME	Alt.	Q cm/an	Nj/ an	(Q/365) x nj
Chamonix	F.74	Montagnard	1027	130	160	56,99
Laruns	F.65	Montagnard	531	171	175	81,99
Besançon	F.25	Semi-montagnard	242	110	169	50,93
Chambéry	F.73	Semi-montagnard	345	114	144	44,98
Clermont Fnd	F.63	Semi-montagnard	329	59	132	21,34
Puy de Dôme	F.63	Montagnard	1461	110	193	58,16
Aurillac	F.15	Semi-montagnard	631	140	170	65,21
Abbeville	F.80	Atlantique	8	72	179	35,31
Bordeaux	F.33	Océanique	47	90	162	35,95
Carpentras	F.84	Semi méditerranéen	113	64	83	14,55
Benghazi	Libye	Semi-désertique	25	26	57	4,06
Dushanbé	Tadjikistan	Semi-désertique	824	60	91	14,96
Bagdad	Iraq	Semi-désertique	34	15	24	0,99
Dudinka	Nord-Sibérie	Boréal	20	27	189	11,98
Darjeeling	Inde	Préhimatalen	2127	276	160	120,99
Bombay	Inde	Mousson	11	210	108	62,14

L'indice aberrant de Clermont-Ferrand provient de sa position protégée des influences atlantiques par le relief.

Variabilité relative des précipitation : pour les climatologues, le rapport entre les moyennes mensuelles et les totaux annuels s'établit suivant la formule de variabilité relative.

$$V_r = 100 \frac{ea}{X}$$

où

$$ea = \text{écart absolu moyen} : ea = \frac{\sum |X - x|}{N}$$

où

X = moyenne annuelle

x = moyenne mensuelle

N = nombre de données

Par transposition, « ea » devient l'écart absolu des précipitations de chaque niveau par rapport à la moyenne générale des précipitations du site sans changer la formule, et N devient le nombre de niveaux.

Le même processus peut s'opérer en prenant les espèces en considération par rapport au niveau : calculer la somme des écarts moyens de chaque espèce par rapport à la moyenne du niveau de provenance ; N devient le nombre d'espèces. Les résultats obtenus peuvent être repris dans le précédent processus, liant ainsi les deux processus niveau/espèce.

Une autre formule permet de calculer la variabilité relative :

$$V_r = \frac{M - m}{X}$$

où

M = la plus forte quantité de pluie annuelle

m = la plus faible quantité de pluie annuelle

X = la moyenne des précipitations

En Europe, la variabilité relative est de l'ordre de 10 à 20 % ; 30 à 60 % en Arabie. Par transposition, la variabilité relative peut être adaptée à un seul niveau par le biais des espèces ou à toute la stratigraphie par le biais de chaque niveau.

Indice de confort : les climatologues ont également tenté de définir mathématiquement les conditions climatiques les plus favorables d'un séjour (Bessemoulin & Clausse 1957), sous l'appellation d'« *Indice touristique* » (diag. K).

$$iT = \frac{S + T - 5D}{5}$$

où

S= durée d'insolation en heures

T= température moyenne en °C

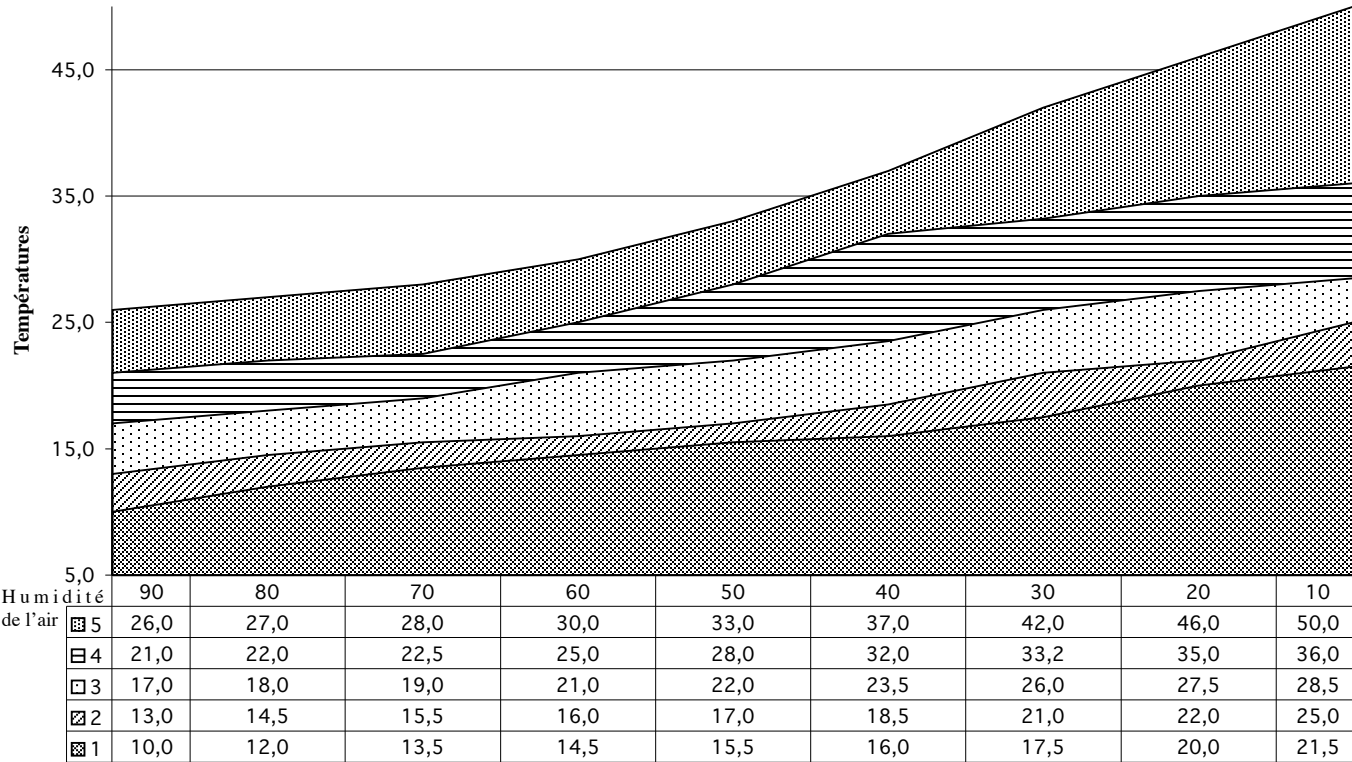
D= durée de la pluie en heures

Le climat touristiquement idéal se caractériserait par une température moyenne de 20°, une dizaine d'heures de soleil par jour et pas de précipitations. Une heure de pluie détruit l'impression favorable de 5 heures de soleil. Cette ambiance de Côte d'Azur correspondrait à l'indice 100. Elle a peu de chance de se rencontrer durant les périodes glaciaires mais peut permettre d'établir une échelle comparative d'une période à l'autre sans consulter l'ensemble des paramètres et définir le degré d'inconfort de la vie préhistorique par rapport à celle des estivants actuels...

L'abaque de l'indice de confort (fig. 12 ; diag. K) permet de situer les conditions de vie plus ou moins agréables. Il faut cependant émettre quelques réserves sur ce bilan car il n'est pas possible ici de tenir compte des effets du vent, variable en direction comme en intensité. Un vent de 10 km/h abaisse la température de 1° C, ce qui peut rendre la chaleur supportable ou, inversement donner au froid beaucoup plus d'acuité. Nos observations portant sur divers sites étudiés montrent que seules les températures estivales sont susceptibles d'offrir des conditions optimales de séjour.

12. Diagramme K : abaque de l'indice théorique de « confort touristique ». L'idéal : 10 heures d'ensoleillement quotidien, 20°C de température et pas de pluie /

12. Diagram K - Abacus of the theoretical curve of « tourist comfort ». Ideal: 10 hours of daily sunshine, 20°C of temperature and no rain



1/ Froid insupportable ; 2/ Froid désagréable ; 3/ Confort maximal ; 4/ Chaleur désagréable ; 5/ Chaleur insupportable (Bessemoulin et Clausse 1957)

COMMENTAIRES ET CONCLUSION

Chacun sait que pour établir des comparaisons les mots ne sauraient suffire et qu'il est indispensable d'utiliser des valeurs. Les méthodes actuelles de quantification de l'environnement utilisent le nombre minimal d'individus et le potentiel global de chacun, pulvérisant ainsi le nombre de catégories de biotopes. Mais le nombre de représentants ne peut se transcrire en température ou dans le paysage en pourcentage de surface d'une quelconque catégorie végétale. L'espèce 10 fois plus représentée dans le spectre faunique n'occupe pas un espace terrestre 10 fois plus vaste. L'abandon du nombre minimal d'individus contraint à l'utilisation des taxons des autres groupes et à la description d'une certaine forme de biodiversité.

Sous cet angle, le nombre de représentants devient caduc et l'espèce prend toute l'importance par le potentiel écologique qu'elle renferme. Ses capacités lui permettent de vivre dans un écosystème partagé avec d'autres espèces et surtout d'autres groupes, mais dans un biotope particulier assimilable à son espace vital. L'ensemble se limite à un domaine géographique dont on connaît les conditions climatiques par le biais des relevés effectués durant 30 années consécutives dans les stations météorologiques.

Ces relevés fournissent d'abondantes données chiffrées dont les moyennes sont utilisées pour l'élaboration de courbes permettant de visualiser les variations de chaque paramètre au sein du gisement mais surtout en ce qui concerne les températures, de comparer les résultats aux courbes isotopiques facilitant la réalisation d'une échelle biochronologique.

Il est toujours possible de créer des indices pour mettre en évidence le degré de dépendance des paramètres les uns envers les autres. La transposition des formules des climatologues opérée vis à vis de la chronologie des relevés météorologiques ne permet pas actuellement de définir des limites. Il ne servirait à rien d'utiliser des relevés quotidiens pour traiter des dépôts séparés par des siècles. Mais si l'échelle diffère, le principe reste identique.

Les quelques résultats positifs obtenus nous paraissent encourageants pour la poursuite des recherches en paléoclimatologie et paléoécologie.

On trouvera dans les tableaux mis en annexe une base de données permettant de définir l'environnement des sites du Pléistocène moyen à l'Holocène. Toutefois, l'expérience a montré que l'utilisation d'un unique groupe faunique tel que les Rongeurs qui sont le plus souvent sollicités grâce à la simplification que l'on a faite de leur détermination, fausse les résultats en raison de leur homéothermie, et exagèrent les valeurs et les amplitudes par l'utilisation de pourcentages qui masquent le plus souvent l'insuffisance de données.

L'acquisition des connaissances des espèces des autres groupes n'est pas chose facile en l'absence de manuels ostéologiques de la petite faune. Mais les résultats, pensons-nous méritent bien l'effort d'apprentissage. Ce premier seuil de la quantification franchi, de larges espaces semblent s'ouvrir à la recherche sur maintes sciences complémentaires de la préhistoire et qui avec le temps lui deviendront indispensables, car beaucoup plus proches que les courbes isotopiques des océans et du Groenland, bien que souvent discontinues.

L'Environnement est actuellement au centre de bien des débats et bon nombre de disciplines s'orientent dans sa direction, tant pour l'homme actuel que pour l'homme fossile ; la sédimentologie, la palynologie, l'analyse des isotopes d'oxygène en milieu marin ou dans les carottes de glace du Groenland etc., toutes visent à une meilleure connaissance de l'environnement passé.

Si les courbes isotopiques fixent les températures avec précision, elles sont muettes quant aux autres éléments du milieu. Inversement, la palynologie en dépit de l'impossibilité de déterminer les espèces donne beaucoup de précisions sur le paysage et peu sur les températures ou la chronologie. Toutefois, l'association des insectes carabidés fossiles et des pollens provenant d'un même site de tourbière, est venue combler cette lacune (Ponel *et al.* 1992). L'absence quasi totale de perturbation des dépôts tourbeux donne une forte crédibilité à l'échelle biostratigraphique obtenue, bien qu'elle reste indépendante de la vie humaine préhistorique.

La quantification de l'environnement à l'aide des microvertébrés terrestres répond à ces différentes questions et peut fournir maintes informations supplémentaires sur de nombreux paramètres climatiques et écologiques. Deux difficultés majeures interviennent cependant dans le traitement des données et la fiabilité des résultats : la première se situe dans la détermination des espèces des divers groupes car un seul ne peut suffire. Elle ne semble pas insurmontable. La seconde, facile à déceler, est connue sous le nom d'*association paradoxale* qui traduit l'instabilité des dépôts et les mélanges d'espèces inconnus dans la nature. Ils faussent les résultats chiffrés et nécessitent des commentaires tendant à rétablir une vision logique de l'environnement.

Nous livrons cette méthode à la critique, sachant pertinemment qu'elle est perfectible et non exempte d'erreurs. Les essais pratiqués sur divers sites ont généralement donné satisfaction. Son avantage réside dans sa simplicité.

Remerciements. *En dépit de quelques bilans que je m'autorise à trouver intéressants, aujourd'hui encore je m'interroge sur l'intérêt et le bien fondé de ce travail. Comme tout autre, je souhaiterais qu'il soit utile et s'il en était ainsi, ce n'est plus un devoir mais un réel plaisir pour moi que de remercier ceux qui m'ont poussé ou permis de le réaliser, car j'y vois encore tant d'imperfections et d'insuffisances que je n'aurais jamais osé le présenter. Que de pages je devrais remplir pour citer les noms de tous ceux qui ont participé à ma formation et m'ont enrichi de leurs connaissances.*

« On est toujours le fils de quelqu'un » et je dois à Pierre Mein, toujours disponible, de m'avoir injecté quelques lames du flot de ses connaissances.

Merci à tous ceux qui m'ont accueilli dans leur labo et sur leurs chantiers de fouilles et tout mis à ma disposition pour collecter infos et micro-vestiges ou m'ont confié leurs récoltes à déterminer.

Bibliographie

Addenda : est proposée en annexe 5 la liste des titres de publications utilisées lors de la réalisation de cette étude, complément à la présente bibliographie.

- Arléry 1979, ARLÉRY R., *Les climats de la France*, Paris, Ministère des Transports, 1979, 131 p.
- Arléry *et al.* 1973, ARLÉRY R., GRISOLLET H., GUILMET B., *Climatologie; méthodes et pratiques*, Paris, Gauthier-Villars, 1973, 434 p. (Monographies de météorologie).
- Bessemoulin & Clausse 1957, BESSEMOULIN J., CLAUSSE R., *Vents, nuages et tempêtes*, Paris, Plon, 1957, 342 p. (D'un monde à l'autre).
- Brugal 2006, BRUGAL J.-P., Les gisements paléontologiques de Coudoulous (Tour-de-Faure, Lot), *Annales des Rencontres archéologiques de Saint-Céré*, Saint-Céré, 13, 2006, p. 3-17.
- Brugal *et al.* 2001, BRUGAL J.-P., COCHARD D., ELLWOOD B.B., GIRARD M., JAUBERT J., JEANNET M., KERVAZO B., LOUCHART A., QUINIF Y., THÉRY I., Tour-de-Faure : Coudoulous II, *Bilan scientifique. Région Midi-Pyrénées 2000*, Toulouse, 2001, p. 126-128.
- Chaline 1977, CHALINE J., Les rongeurs au pilori ? Analyse critique des reconstitutions paléocologiques en microthériodontologie, *in: Approche écologique de l'homme fossile*, Laville H., Renault-Miskovsky J. (Dir.), Paris, Association Française pour l'Étude du Quaternaire, 1977, p. 75-81 (Bulletin - Supplément).
- Champagne *et al.* 1990, CHAMPAGNE F., CHAMPAGNE C., JAUZON P., NOVEL P., Le site préhistorique des Fieux à Miers (Lot) : état actuel des recherches, *Gallia Préhistoire*, Paris, 32, 1, 1990, p. 1-28, ill.
- Cochet 1959, COCHET P., *Etude et culture de la forêt : manuel pratique de gestion forestière*, Nancy, Ecole nationale des eaux et forêts, 1959, 197 p.
- Darde 1994, DARDE J.-N., *Saisons & climats : le guide du voyageur*. 3ème édition augmentée, Paris, Balland, 1994, 426 p.
- Estienne & Godard 1998, ESTIENNE P., GODARD A., *Climatologie*, Paris, Armand Colin, 1998, 367 p. (Collection U).
- Fabre 1964, FABRE F., Les paléo-climats en Basse-Provence du Magdalénien V ancien à l'Azilien ancien, *Bulletin du Museum d'Histoire naturelle de Marseille*, Marseille, 24, 1964, p. 165-175.
- Fretey 1987, FRETEY J., *Les Reptiles de France métropolitaine et des îles satellites : tortues et lézards, serpents, fonction venimeuse*, Paris, Hatier, 1987, 255 p. (Guide de la nature).
- Griggo 1996, GRIGGO C., Etablissement de courbes climatiques quantifiées à partir de communautés animales pléistocènes suivi d'une application aux gisements de l'abri Suard (Charente) et de la grotte de Bois-Ragot (Vienne), *Paléo*, Les Eyzies de Tayac, 8, 1996, p. 81-97.
- Guiot *et al.* 1993, GUIOT J., BEAULIEU (DE) J.-L., CHEDDADI R., DAVID F., PONEL P., REILLE M., The climate in Western Europe during the last Glacial/Interglacial cycle derived from pollen and insect remains, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam, 103, 1-2, 1993, p. 73-93.
- Heim de Balsac & Guislain 1955, HEIM DE BALSAC H., GUISLAIN R., Évolution et spéciation des Campagnols du genre *Arvicola* en territoire français, *Mammalia*, Paris, 19, 3, 1955, p. 367-390.
- Hernández Fernández 2006, HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ M., Rodent paleofaunas as indicators of climatic change in Europe during the last 125,000 years, *Quaternary Research*, Amsterdam, 65, 2, 2006, p. 308-323.
- Hokr 1951, HOKR Z., A method of the quantitative determination of the climate in the Quaternary period by means of the Mammals associations, *Sborník Úst edního ústavu geologického*, Praha, 18, 1951, p. 209-218.
- Jaubert *et al.* 2005, JAUBERT J., KERVAZO B., BAHAIN J.-J., BRUGAL J.-P., CHALARD P., FALGUÈRES C., JARRY M., JEANNET M., LEMORINI C., LOUCHART A., MAKSUD F., MARTIN H., MOURRE V., QUINIF Y., THIÉBAUT C., Coudoulous I (Tour-de-Faure, Lot), site du Pléistocène moyen en Quercy: bilan pluridisciplinaire, *in: Les premiers peuplements en Europe : colloque international [...]*, Rennes, 22-25 septembre 2003, Molines N., Moncel M.-H., Monnier J.-L. (Dir.), Oxford, John and Erica Hedges Ltd, 2005, p. 227-251 (British archaeological Reports - International Series ; 1364).
- Jeannet 2000, JEANNET M., Biométrie et écologie de *Microtus brecciensis* (Mammalia, Rodentia), *Revue de Paléobiologie*, Genève, 19, 2, 2000, p. 339-357.

- Jeannet 2001**, JEANNET M., La microfaune et l'environnement de la grotte du Noisetier à Fréchet (Hautes-Pyrénées), *Préhistoire ariégeoise*, Tarascon, 56, 2001, p. 83-90.
- Jeannet 2002**, JEANNET M., Microfaune et environnement au Crot du Charnier à Solutré, in: *Solutré 1968-1998*, Combiér J., Montet-White A. (Dir.), Paris, Société préhistorique française, 2002, p. 169-180 (Mémoires de la Société préhistorique française ; 30).
- Jeannet 2005**, JEANNET M., La microfaune de l'Igüe des Rameaux à Saint-Antonin-Noble-Val (Tarn-et-Garonne, France) : essai de biostratigraphie, *Préhistoire du Sud-Ouest*, Cressensac, 12, 2, 2005, p. 109-125.
- Jeannet & Cartonnet 2000**, JEANNET M., CARTONNET M., La microfaune de la Chênélaz (Hostias, Ain) : l'environnement et son influence sur la biométrie dentaire chez *Arvicola terrestris* (Rodentia, Mammalia), *Revue de Paléobiologie*, Genève, 19, 2, 2000, p. 475-492.
- Jeannet & Vital 2009**, JEANNET M., VITAL J., La grotte de la Chauve-Souris à Donzère (Drôme, France). L'environnement holocène par la méthode quantitative appliquée aux microvertébrés. Essai de définition et application, *Revue de Paléobiologie*, Genève, 28, 1, 2009, p. 139-173.
- Kessler & Chambraud 1986**, KESSLER J., CHAMBRAUD A., *La météo de la France : tous les climats, localité par localité*, Paris, Jean-Claude Lattès, 1986, 312 p.
- Köppen 1936**, KÖPPEN W.P., *Das geographische System der Klimate*, Berlin, Borntraeger, 1936, 44 p. (Handbuch der Klimatologie ; Band I - Teil C).
- Landsberg 1969-1981**, LANDSBERG H.E., *World survey of climatology*. Comprenant : Arakawa 1969 ; Griffiths 1972 ; Lydolph 1977 ; Takahashi & Arakawa 1981 ; Wallén 1970 ; Wallén 1977, Amsterdam, Elsevier, 1969-1981
- Leroi-Gourhan 1968**, LEROI-GOURHAN A., Dénomination des oscillations würmiennes, *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, Paris, 4, 1968, p. 281-287.
- Marquet 1993**, MARQUET J.-C. Ed., *Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des Rongeurs*, Tours, Mame, 1993, 345 p. (Les Cahiers de la Claise : suppléments ; 2)
- Martinson et al. 1987**, MARTINSON D.G., PISIAS N.G., HAYS J.D., IMBRIE J., MOORE T.C.J., SHACKLETON N.J., Age dating and the orbital theory of the Ice Ages: development of a high-resolution 0 to 300,000-year chronostratigraphy, *Quaternary Research*, Amsterdam, 27, 1987, p. 1-29.
- Mellars 1996**, MELLARS P., *The Neanderthal Legacy: An Archaeological Perspective of Western Europe*, Princeton, Princeton University Press, 1996, 471 p.
- Ponel et al. 1992**, PONEL P., DAVID F., BEAULIEU (DE) J.-L., GUIOT J., *Calibration fine de la reconstitution climatique des 140 000 dernières années par l'utilisation des insectes fossiles : rapport final au 15 décembre 1992*, s.l., s.n., 1992, 34 p., + 36 fig., 1 tabl. h.-t. (Contrat CEA BC-5537:PS).
- Puisségur 1976**, PUISSÉGUR J.-J., *Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne : significations stratigraphiques et climatiques, rapports avec d'autres faunes boréales en France*, Paris, Doin, 1976, 241 p. (Mémoires géologiques de l'Université de Dijon ; 3).
- Shackleton & Opdyke 1973**, SHACKLETON N.J., OPDYKE N.D., Oxygen isotope and paleomagnetic stratigraphy of equatorial Pacific core V 28-238, *Quaternary Research*, Amsterdam, 3, 1, 1973, p. 39-55.
- Thornthwaite 1931**, THORNTWHAITE C.W., The climate of North America according to a new classification, *The Geographical Review*, New York, 21, 1931, p. 633-655.
- Thornthwaite 1948**, THORNTWHAITE C.W., An approach toward a rational classification of climate, *The Geographical Review*, New York, 38, 1948, p. 55-94.
- Woillard 1978**, WOILLARD G., Grande Pile peat – bog : a continuous pollen record for the past 140 000 years, *Quaternary Research*, Amsterdam, 9, 1978, p. 1-21.